# FESTSCHRIFT

ZUM

SECHZIGSTEN GEBURTSTAG

# RICHARD HERTWIGS

(MÜNCHEN)

GEBOREN DEN 23. SEPTEMBER 1850
ZU FRIEDBERG I. H.

DRITTER BAND:
EXPERIMENTELLE ARBEITEN

MIT 20 TAFELN UND 76 TEXTFIGUREN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1910

E. H. S.



**Lehrbuch der Zoologie.** Von Dr. **Richard Hertwig,** o. ö. Prof. der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der Univ. München. Neunte vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 275 Abbildungen im Text. 1910. Preis: 11 Mark 50 Pf., geb. 13 Mark 50 Pf.

**Die Actinien der Challengerexpedition.** Von Dr. **Richard Hertwig,** o. ö. Prof. d. Zoologie u. vergl. Anatomie an der Univ. München. Mit 14 lith. Tafeln. 1882. Preis: 20 Mark.

**Organismus der Radiolarien.** Von Dr. **Richard Hertwig,** o. ö. Prof. d. Zoologie u. vergl. Anatomie a. d. Univ. München. Mit 10 Tafeln. 1879. („Denkschrift der medizinisch-naturw. Gesellschaft". Bd. II, 3.) Preis: 25 Mark.

**Uebe** **Eichhorni.**

Vo atomie a. d.
Un te. Abdr. a.
d. erausgegeben
vor ) Mark.

**Der** **ittertheorie.**

Vo atomie a. d.
Un

**Stud** Mark 50 Pf.

beson ologisch mit
1879. t 10 Tafeln.

und I Systematik
1880, Jen. Ztschr.,

7 Taf horen. Mit

des m r Erklärung
Preis: ., Bd. VIII.)

Wirb nblattes der

**Unte** **e.** 6 Hefte.
188

horni. erium Eich-
: 2 Mark.

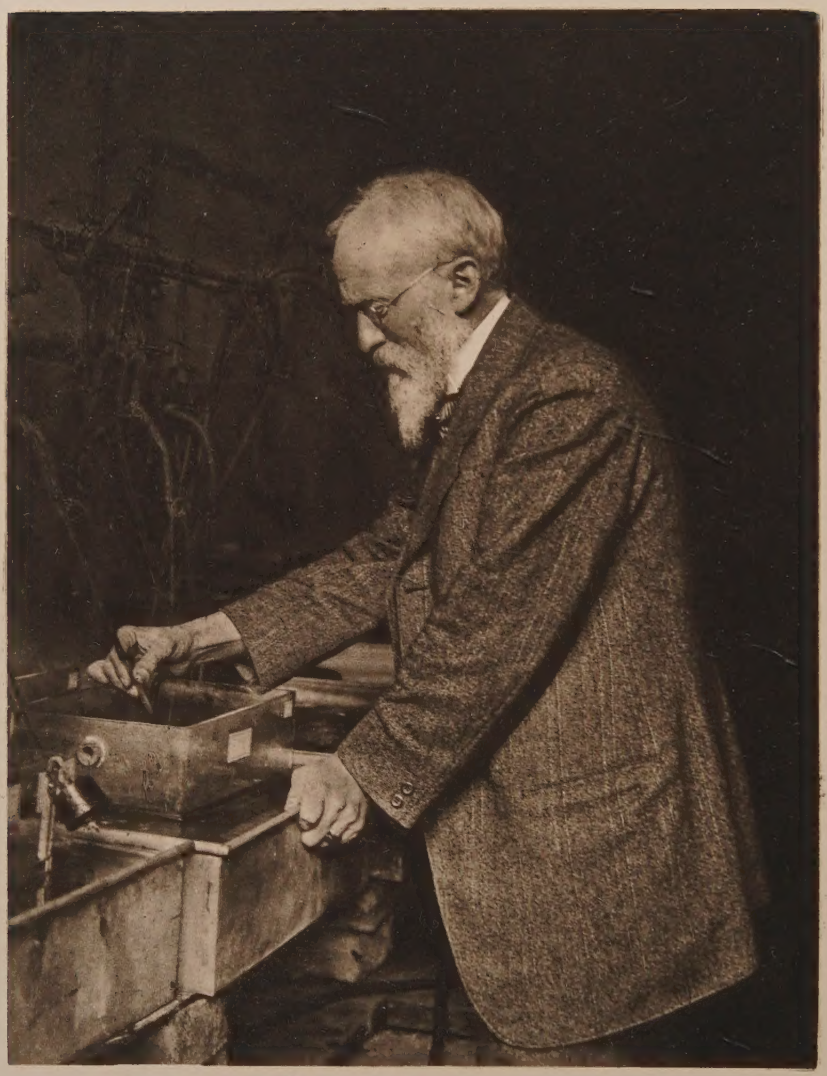
Teilur raft auf die
1 Mar XI.) Preis:

**Heft III:** Hertwig, Oscar. Das Problem der Befruchtung und Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. (Sep.-Abdr. aus der Jen. Ztschr. f. Naturwissenschaft, Bd. XVIII, N. F., XI. Bd.) 1884. Preis: 1 Mark 50 Pfg.

**Heft IV:** Hertwig, O., u. R. Hertwig. Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. (Jen. Ztschr., 1886. N. F., Bd. XII.) Preis: 1 Mark 60 Pfg.

**Heft V:** Hertwig O. u. R. Hertwig, Ueber den Befruchtungs- u. Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Mit 7 Tafeln. 1887. (Jen. Zeitschrift, 1887, N. F., Bd. XIII.) Preis: 8 Mark.

**Heft VI:** Hertwig, Oscar. Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Erster Teil. Mit 3 Tafeln. 1890. (Jen. Zeitschrift, 1890, N. F., Bd. XVII. Preis: 3 Mark.



Dr. Richard Hertwig

Meisenbach Riffarth & Co, Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

CAT.
E.H.B.

BOSTON MEDICAL
FEB 17 1911
LIBRARY.

# FESTSCHRIFT

ZUM

## SECHZIGSTEN GEBURTSTAG

# RICHARD HERTWIGS

(MÜNCHEN)

GEBOREN DEN 23. SEPTEMBER 1850
ZU FRIEDBERG I. H.

DRITTER BAND:
EXPERIMENTELLE ARBEITEN

MIT 20 TAFELN UND 76 TEXTFIGUREN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1910

942.9 B2'

IHREM LIEBEN UND VEREHRTEN
LEHRER

GEWIDMET

VON SEINEN DANKBAREN SCHÜLERN

CAT.

# Inhaltsverzeichnis zu Band III.


| | | Seite |
|---|---|---|
| I. | Lang, Arnold, Ueber den Herzschlag von Helix pomatia L. während des Winterschlafes. Mit Tafel 1—5 . . . . . | 1—14 |
| II. | v. Frisch, Karl, Ueber die Beziehungen der Pigmentzellen in der Fischhaut zum sympathischen Nervensystem. (Vorläufige Mitteilung.) Mit Tafel 6 und 7 und 3 Textfiguren . . . . . | 15—28 |
| III. | Steinmann, Paul, Der Einfluß des Ganzen auf die Regeneration der Teile. Studien an Doppelplanarien. Mit 15 Textfiguren . . . . . | 29—54 |
| IV. | Ewald, Wolfg. F., Ueber Tätigkeitserscheinungen am Schließmuskel der Malermuschel. Mit 5 Textfiguren . . . . . | 55—66 |
| V. | Wolff, Gustav, Regeneration und Nervensystem. Mit 1 Textfigur . | 67—80 |
| VI. | Bethe, Albrecht, Notizen über die Erhaltung des Körpergleichgewichts schwimmender Tiere. Mit 10 Textfiguren . . . . . | 81—92 |
| VII. | Maas, Otto, Ueber Involutionserscheinungen bei Schwämmen und ihre Bedeutung für die Auffassung des Spongienkörpers. Mit Tafel 8—10 und 2 Textfiguren . . . . . | 93—130 |
| VIII. | Boveri, Theodor, Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung. Zugleich ein Beitrag zur Frage qualitativ-ungleicher Chromosomen-Teilung. Mit Tafel 11—16 und 24 Textfiguren . . . | 131—214 |
| IX. | Doflein, F., Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Mit Tafel 17—20 und 16 Textfiguren . . . . . | 215—292 |
| X. | Yoshida, Tanzo, und Weinland, Ernst, Beobachtungen über den Vorgang der Erwärmung beim winterschlafenden Igel . . . . . | 293—308 |

BOSTON MEDICAL
FEB 20 1911
LIBRARY.

I.

# Ueber den Herzschlag von Helix pomatia L. während des Winterschlafes.

Von

Arnold Lang.

Mit Tafel 1—5.

## Historische Uebersicht.

Schon der alte LAZARO SPALLANZANI (1729—1799) hat in Pavia der Herztätigkeit unserer Schnecken seine Aufmerksamkeit gewidmet. Ein Bericht über seine Beobachtungen findet sich in den berühmten „Mémoires sur la Respiration", die nach seinem Tode, 1803, von SENEBIER herausgegeben wurden. Untersuchungsobjekt war die „*Hélice livrée*" = *H. nemoralis*. Nach Abbrechen der Schale, sagt er, sieht man durch die Lungendecke hindurch das Herz deutlich schlagen. Es ist ihm bekannt, daß die Schnecken erst nach längerer Einwirkung von — 2° (R.?) gefrieren. Er konstatiert, daß während der Kältelethargie die Herzschläge um so seltener werden, je mehr die Temperatur sinkt. Bei — 1° soll die Herztätigkeit ganz aufhören und das Blut in den Gefäßen nicht mehr zirkulieren. Auch hört dann die Atmung auf.

Eingehendere Untersuchungen machte sodann im Jahre 1824 CARL GUSTAV CARUS über den Herzschlag der Weinbergschnecke (und des Flußkrebses). Auch er stellte seine Beobachtungen nach Entfernung der beiden untersten Windungen der Schale an. Sie beziehen sich jedoch nicht auf winterschlafende Tiere. Bei einem ausgewachsenen Exemplar schlug das Herz am 17. Mai 1823 vormittags im Zimmer 30—35mal in der Minute; der freien Sonne ausgesetzt 35 bis 39mal. Wie aus nachfolgenden Bemerkungen mit einiger Wahrscheinlichkeit hervorgeht, geschah das bei einer Zimmertemperatur von ca. + 12° R. Zu einem zweiten Versuch, am 21. Mai vormittags, wurde ein mittleres Exemplar verwendet; in diesem Falle konnte CARUS nur 28 Schläge in der Minute zählen. Nach Entfernung des Kopfes und eines Teils der Eingeweide blieb der Herzschlag unverändert. CARUS „leitete nun durch eine Linse konzentriertes Licht auf das Herz. Sogleich vermehrten sich die Schläge bis 50. In kühlere und dunklere Umgebungen gebracht, zeigt sich auffallend das Gegenteil." Das nach 8 Minuten herausgenommene Herz schlug noch „dann und wann wie früher aussetzend, 28mal, im Focus der Linse hingegen 60mal".

Bei einem dritten Versuch schlug das Herz bei zwei Schnecken derselben Art (*H. pomatia*) mittlerer Größe 34—36mal.

Ueber einen vierten, am 29. Mai angestellten Versuch berichtet CARUS folgendermaßen: „Seit einiger Zeit war es ziemlich trocken, daher hatten auch alle Schnecken an Masse abgenommen, hatten sich tief ins Gehäus zurückgezogen und es außen mit der glasähnlichen Schleimhaut verschlossen. Es wurden 15 Stück geöffnet, um eine Quantität Blut zu erhalten. Aber kaum erhielt man von dieser

Zahl so viel, als ein kleines Urglas faßt. Mehr als 4—6 Tropfen flossen gar nicht aus und das Herz schlug so langsam, daß kaum 18—20 Pulsschläge gezählt wurden. Die Tiere waren gleichsam im Anfange eines Sommerschlafes."

Bei einem fünften Versuch, am 14. Juli, bei sehr warmer und feuchter, schon einige Zeit dauernder Witterung schlug das Herz 45mal in der Minute, bei einem größeren Exemplar jedoch nur 36mal. Als das herausgenommene Herz dieses letzteren mittelst Linse beleuchtet wurde, verdoppelte sich fast die Zahl der Herzschläge. Bei einem letzten Versuch wurden 40 Pulsationen gezählt.

Resumé. Frage: „Wieviel mal schlägt das Herz einer Schnecke und eines Krebses in der Minute?"

Antwort: „Minimum beim gesunden Tier 28, Maximum 40, Medium 34mal."

Frage: „Vermehrt Wärme und Licht, vermindert Kälte und Dunkel die Zahl derselben?"

Antwort: „Dies kann unbedingt bejaht werden."

Nach GASPARD (1829) zieht sich das Herz der Weinbergschnecke „im November, vor dem Eintritt strenger Kälte, regelmäßig, aber schwach zusammen. Im Winter, unter dem Gefrierpunkt, steht es ganz still. Setzt man sie einem schwachen Grad von Wärme aus, so fängt es an zu schlagen, hört aber auf, wenn man sie wieder in die Kälte bringt; das kann man oft wiederholen."

Genauer untersuchte BARKOW den Einfluß der Lufttemperatur auf die Frequenz der Herzschläge winterschlafender Weinbergschnecken. Er machte auf der Stelle der Schale, wo das Herz liegt (auf der letzten Windung nahe am Nabel) eine Oeffnung in derselben, so daß das Herz freigelegt wurde. Die Pulsationen wurden nach dieser Operation durch den Herzbeutel hindurch sichtbar. In seinem bekannten Buche über den Winterschlaf (1846) erstattete BARKOW Bericht über seine Untersuchungen. Ich erwähne hier nur das, was sich auf diejenigen Beobachtungen bezieht, die ohne operative Verletzung des Herzens selbst angestellt wurden.

„25. Dezember 1843. Tier mittlerer Größe. Lufttemperatur $+1^0$ R. Eigentemperatur des Pericards $+3^0$ R. Durch das Pericard deutlich 6 in bestimmten Zwischenräumen stattfindende Pulsationen sichtbar.

3. Januar. Zugedeckeltes Exemplar. Lufttemperatur $+4^0$ R. Eigentemperatur des Herzbeutels $+5^0$ R. Pulsation des Herzens erst nach Oeffnung des Pericards wahrnehmbar; in der ersten Minute 7, in der 2. 10, in der 3. 10, in der 4. 6, in der 5. 5 Pulsationen. Pulsationen nicht regelmäßig, sondern ungleich, mit längeren oder kürzeren Unterbrechungen.

Bei einem zweiten Tier, dessen Temperatur auf dem bloßgelegten Herzbeutel $+5^1/_4{}^0$ betrug, konnte BARKOW anfangs durch den Herzbeutel hindurch nur vereinzelte schwache, unregelmäßige Pulsationen wahrnehmen, die nach Pausen von mehreren Minuten sich zeigten, dann allmählich deutlicher wurden, so daß er 5 in der Minute zählen konnte, die aber auch in ungleichen Zwischenräumen eintraten.

13. April 1844. Zugedeckeltes Exemplar. Lufttemperatur $+10^0$ R. 20 kräftige Pulsationen in der Minute, in regelmäßigen Zwischenräumen.

15. April 1844. Anderes Exemplar. Lufttemperatur + 10° R. „Lebenswärme“ auf dem Herzbeutel + 16° R. 18 kräftige unregelmäßige Pulsationen in der Minute.

16. April 1844. 4 weitere Exemplare. Lufttemperatur + $8^1/_2$° R. „Beim ersten, dessen Lebenswärme auf dem Herzbeutel + $11^3/_4$° betrug, fanden 17 Pulsationen in der Minute statt. Nachdem das Tier $^1/_4$ Stunde im warmen Ofen gelegen und seine Lebenswärme auf + $19^3/_4$° gestiegen war, zeigte das Herz 44 Pulsationen. Beim zweiten Tiere betrug die Zahl der Pulsationen 18 bei einer Lebenswärme von + $9^3/_4$, beim dritten waren nur 10 Pulsationen bei einer Lebenswärme von + $9^1/_4$° R. und beim vierten wiederum 18 Pulsationen bei einer Lebenswärme von + $9^3/_4$° R.“

Am 23. April untersuchte BARKOW 2 Schnecken, „die ihr Haus bereits geöffnet hatten und mit ausgestreckten Fühlern einhergingen“. Durch Reizen des Fußes brachte er sie dahin, daß sie sich ganz in die Schale zurückzogen. Er „entblößte nun den Herzbeutel, auf dem die Temperatur bei dem ersten Tiere + 13° R. (im später geöffneten Lungensack + $16^1/_4$° R.) betrug. Die Zahl der Pulsationen war 20 in der Minute. Beim zweiten Tiere, bei dem die Temperatur auf dem Herzbeutel + $14^3/_4$° (im später geöffneten Lungensack nur + $14^1/_4$°) betrug, fanden 32 Pulsationen statt.“

„Bei einer *Succinea putris*, die den ganzen Winter über durch einen häutigen Deckel verschlossen, und an der Wand des Gefäßes, in dem sie sich befand, festgeklebt, zugebracht hatte, am 8. April 1845 noch in der gewöhnlichen Lage wie während des Winterschlafes sich befand, zeigte das bloßgelegte Herz in einer Lufttemperatur von + $5^1/_2$° R. 26 regelmäßige Pulsationen in der Minute.“

BARKOW beobachtete wiederholt (bei der Weinbergschnecke) Unregelmäßigkeiten im Tempo der Pulsationen. Diese „wurden besonders ungleich und aussetzend, wenn der Lungensack weit ausgedehnt wurde, also bei der Inspiration, und wurden kräftiger und regelmäßiger, wenn der Lungensack zusammensank, also während der Exspiration“.

Ich bemerke zu diesen Unregelmäßigkeiten im Pulsschlag (vorübergehendes Aufhören desselben, abwechselnd mit beschleunigten Herzpulsationen, Herzklopfen), die ich sehr häufig beobachtet habe, daß sie unter anderem Folgeerscheinungen der operativen Reize sind und auch regelmäßig dann eintreten, wenn man die Tiere raschen Erhöhungen der Temperatur aussetzt. Oft kündigen sie bei Temperaturerhöhung das Erwachen des Tieres aus dem Winterschlaf an. Bei ganz allmählicher Veränderung der Temperatur und Ausbleiben operativer oder anderer stärkerer Reize treten keine solche Unregelmäßigkeiten im Pulsieren des Herzens ein.

Aus seinen Beobachtungen zieht BARKOW den Schluß, daß „die Herztätigkeit beim Beginn des Winterschlafes vermindert wird, während der Höhe desselben zu einem Minimum herabsinkt und wieder vor Beendigung desselben sich zu einem bedeutenden Grade hebt“. Daß sie ganz aufgehoben werde, sei unerwiesen.

Im 10. Bande der „Malakozoologischen Blätter“ (1862) veröffentlichte A. SPORLEDER einige Beobachtungen über das Pulsieren des Herzens bei Schnecken, die er ohne Störung der Tiere in ihren natürlichen Lebensverhältnissen anstellte.

Als Objekte konnte er daher nur solche Formen benutzen, deren Gehäuse ziemlich durchsichtig sind: *Limnaeus pereger* DRAP.; *Planorbis vortex* MÜLL.; *Helix cingulata* STUD. junge Individuen; *Helix cellaria* MÜLL.

Leider hat es SPORLEDER versäumt, die Temperatur des umgebenden Mediums während den Beobachtungszeiten genau zu messen, so daß seine Angaben so gut wie wertlos sind. Einige Angaben sind geradezu unverständlich und unerklärlich. Ich will immerhin die Hauptresultate, zu denen er gelangte, der Vollständigkeit halber anführen.

„Ueber den Einfluß der Tages- und Jahreszeiten wage ich noch keine Meinung zu äußern, denn die Schnelligkeit der Pulsationen blieb sich oftmals morgens und abends gleich, und an anderen Tagen war dies nicht der Fall. Mehr Einfluß scheint die Temperatur der Luft und des Wassers zu üben, so daß bei zunehmender Wärme das Pulsieren beschleunigt wird. Indessen einzelne Beobachtungen widersprechen dieser in den meisten Fällen zutreffenden Erfahrung."

SPORLEDER macht in der Tat die Angabe, daß bei *Planorbis vortex* MÜLL. „das Pulsieren gerade bei größerer Wärme langsamer als bei geringerer Wärme war, doch nicht immer" (! mihi).

Von viel größerem Einflusse auf die Zeitdauer der Pulsation als die Temperatur ist es dagegen nach SPORLEDER, „ob die Schnecke ruhet und namentlich längere Zeit geruhet hat, indem sie sich vom Zutritte der Luft abschloß, oder ob sie sich in Lebenstätigkeit befindet. In der Ruhe werden die Pulsationen bedeutend verzögert, und es tritt zuweilen eine völlige Stockung ein. Ja, wenn die Ruhe sehr lange gedauert hat, so hört jede wahrnehmbare Bewegung des Herzens auf, ein Zustand, der bei Wasserschnecken nicht eintreten kann. Auch das ist von Einfluß auf die Schnelligkeit oder Langsamkeit der Pulsationen, ob man die Beobachtungen an jüngeren oder älteren Individuen derselben Art macht, denn bei den jüngeren erfolgt das Pulsieren rascher."

Von einigem Interesse sind vielleicht folgende Mitteilungen SPORLEDERS: „Von Herrn O. SEMPER aufgefordert, mit der Bemerkung, daß nach der Beobachtung seines Bruders Dr. CARL SEMPER die *Helicima-* und einige *Leptoma*-Arten intermittierend pulsieren", stellte er Beobachtungen an Exemplaren von *Cyclostoma elegans* an, deren undurchsichtige Gehäuse er dadurch — ohne das Leben des Tieres zu beeinträchtigen — in der Herzgegend durchscheinend machte, daß er vorsichtig mit einem Pinsel Salzsäure auftrug und nach einigen Sekunden wieder abwusch. Dies wiederholte er so lange, bis die dünn gewordene Schalenstelle durchsichtig genug war, um das Pulsieren des Herzens beobachten zu können. Er fand dann allerdings bestätigt, „daß das Pulsieren sowohl hinsichtlich der Zeit, als auch der Art und Weise völlig unregelmäßig ist". Es ist „darin gar keine Ordnung und Regelmäßigkeit". Aeußere Ursachen dieser Erscheinung konnte der Verf. durchaus nicht entdecken. „An solchen Individuen, die mehrere Monate hindurch mit geschlossenem Gehäuse gelegen hatten", konnte SPORLEDER mit aller Aufmerksamkeit nicht die geringste Bewegung des Herzens wahrnehmen, obgleich sie, wie sich nach Befeuchtung zeigte, volle Lebenskraft hatten.

Die Abhandlungen von M. FOSTER (1872) und M. FOSTER and A. G. DEW-SMITH enthalten keine Beobachtungen über die Herztätigkeit während des Winter-

schlafes und überhaupt keine Beobachtungen über den Herzschlag unter normalen Verhältnissen. Manchen wird die mitgeteilte Beobachtung interessieren, daß das isolierte Herz im eigenen Schneckenblut stunden- ja tagelang vollkommen regelmäßig schlägt, mit langsam abnehmendem Rhythmus.

WILHELM BIEDERMANN (1884) stellte seine physiologisch-experimentellen Beobachtungen über die Herztätigkeit von *Helix pomatia*, wie BARKOW und FOSTER, so an, daß er den über dem Pericard liegenden Teil der Schale entfernte. Er führte unter anderem auch Untersuchungen aus über den Einfluß der Temperatur auf die Frequenz der Herzpulsationen, den er leicht schon am unversehrten Tier mit freigelegtem Herzen erkennen konnte. Er teilt dabei auch Beobachtungen mit, die er am herausgeschnittenen Herzen in verschieden temperierter $^1/_2$-proz. Kochsalzlösung angestellt hat. Man kann dann „in rascher Folge die auffallendsten Veränderungen der Pulszahl wahrnehmen. Man überzeugt sich auf diese Weise leicht, daß bei einer Temperatur von etwa 38—40° C das sonst ziemlich träge sich zusammenziehende Schneckenherz fast ebenso schnell zu pulsieren vermag, wie das Herz eines Warmblütlers." BIEDERMANN „beobachtete unter Umständen nicht selten eine Schlagfrequenz von 80—100 in der Minute. Die Frequenzsteigerung erfolgt natürlich um so rascher, je schneller die Temperatur ansteigt".

In EMILE YUNGs bekanntem preisgekrönten Werke (1887) über die Physiologie der Weinbergschnecke sind auch eingehende Beobachtungen über den Herzschlag mitgeteilt. Er zog es vor, anstatt eine Fensteröffnung in der Schale anzubringen, den ganzen letzten Umgang der Schale abzutragen. In feuchter Umgebung lebten solche Tiere mehrere Wochen und nahmen Nahrung zu sich. Auf die Frequenz der Pulsschläge üben normalerweise die Temperatur und das Maß der Aktivität den wichtigsten Einfluß aus. Eine über den Einfluß der Temperatur auf den Herzschlag am 9. Januar 1885 an einer großen Helix angestellte Untersuchung ergab folgende Resultate:

| Celsius | | |
|---|---|---|
| Bei 0° bis + 1° | 1 Pulsation alle 2 Minuten | |
| bei + 5° | 4 Pulsationen | in der Minute |
| „ + 10° | 12 „ | „ „ „ |
| „ + 15° | 17 „ | „ „ „ |
| „ + 20° | 26 „ | „ „ „ |
| „ + 25° | 38 „ | „ „ „ |
| „ + 30° | 54 „ | „ „ „ |
| „ + 35° | 50 „ | „ „ „ |
| „ + 40° | Pulsationen unregelmäßig | |

Im Sommer geschieht die Frequenzzunahme der Pulsschläge viel rascher und die Zahl der Pulsationen ist dann überhaupt beträchtlicher. Im Juni zählte YUNG bei verschiedenen Exemplaren bei 17° C. 36 Pulsationen in der Minute.

| Celsius | |
|---|---|
| Im Wasser von 25° | erfolgten 52 Pulsationen in der Minute |
| „ „ „ 30° | „ 67 „ „ „ „ |
| „ „ „ 35° | „ 82 „ „ „ „ |
| „ „ „ 40° | zieht sich das Tier stark zusammen und die Pulsationen werden ganz unregelmäßig |
| „ „ „ 45° | Abnahme der Pulsfrequenz |
| „ „ „ 50° | steht das Herz in Systole still |

Aehnliche Resultate erhält man am herausgeschnittenen, in $^1/_2$-proz. Kochsalzlösung liegenden Herzen.

YUNG berichtet sodann über die abwechselnden Erscheinungen, die man bei plötzlicher Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur beobachtet (vorübergehender Stillstand in Systole bez. Diastole).

Gleichzeitig mit YUNG hat auch J. RICHARD (1887, 1888) sorgfältige physiologische Untersuchungen am Herzen der Lungenschnecken angestellt. Er konstatierte den Unterschied in der Pulsfrequenz im ruhenden Zustand und bei der Bewegung der Tiere. Bei einer *Helix hortensis*, die bei großer Hitze auf einem Strauch, mit durch erhärtetem Schleim verschlossenen Gehäuse ruhte, beobachtete er 72 Herzschläge in der Minute, während er am losgelösten und davonkriechenden Tiere 88 Pulsationen zählte. Bei einem anderen Exemplare konstatierte er 72 resp. 103 Pulsschläge.

Zum Zwecke der Untersuchung des Einflusses der Temperatur auf die Pulsfrequenz von *Helix pomatia* bediente sich RICHARD der Methode des Abtragens der über dem Pericard liegenden Schalenpartie und der Beobachtung der im Wasser von verschiedener Temperatur eingetauchten Tiere, deren Herz in dieser Weise bloßgelegt war. Er verzeichnet folgende Beobachtungsresultate, die er von den offenbar wachen, nicht winterschlafenden Tieren erhalten hat.

| Celsius | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Bei 14° | zeigten sich | 35 | Pulsationen | in der | Minute |
| „ 17° | „ „ | 48 | „ | „ „ | „ |
| „ 24,5° | „ „ | 55 | „ | „ „ | „ |
| „ 30° | „ „ | 70 | „ | „ „ | „ |
| „ 35° | „ „ | 90 | „ | unregelmäßig | |
| „ 38° | „ „ | 100 | „ | „ | |
| „ 45° | „ „ | 78 | „ | „ | |
| „ 48° | Herztätigkeit sehr schwach, nur fast unmerkliche Undulationen | | | | |

Im Januar 1885 beobachte RICHARD bei 7° C 12 Pulsationen und nachdem er die Schnecke ans Fenster gelegt, bei —3° Abnahme der Pulsfrequenz bis zum Stillstand des Herzens. Er hat lange Zeit Schnecken bei —1° und —2° beobachtet, ohne irgend eine Bewegung in der Gegend des Herzens feststellen zu können.

Im Frühjahr, wenn die Temperatur steigt und der Winterschlaf sich seinem Ende nähert, nimmt allmählich die Frequenz der Herzschläge zu; doch erfolgt diese Zunahme nicht proportional der Temperatursteigerung.

Die Zunahme der Pulsationen geschieht um so rascher, je höher die Temperatur steigt. Bei *Lymnaeus* beobachtete RICHARD bei einer Temperatur von 13,5° 13 Pulsationen und bei 16° 16 Pulsationen, also eine Zunahme von 3 Herzschlägen bei einer Temperaturerhöhung von 2,5°, bei 20,5° zählte er 30 Pulsationen, also eine Zunahme von 14 Pulsationen bei einer Temperaturerhöhung von 4,5°; bei 24° 44 Pulsationen, eine Vermehrung der Pulsfrequenz um 14 Schläge bei einer Temperaturerhöhung von nur 3,5°.

Auch RICHARD konstatierte, daß die Frequenz der Pulsationen während der Perioden des Sommerschlafes geringer ist, als wenn die Tiere aktiv sind. Bei zunehmendem Alter nimmt die Pulsfrequenz ab, eine Angabe, die RICHARD durch folgende Beobachtungen belegt, die er an einem jungen und an einem erwachsenen

Exemplar von *Limnaea auricularia* unter gleichen äußeren Verhältnissen angestellt hat.

| Temperatur Grad C | Herzschläge in der Minute | |
|---|---|---|
| | Erwachsenes Exemplar | Junges Exemplar |
| 24 | 44 | 66 |
| 20,5 | 30 | 39 |
| 16 | 16 | 23 |
| 13,5 | 13 | 16 |

Dasselbe sei bei den Landpulmonaten der Fall.

Nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf, also nach einer langen Periode des Fastens, ist nach RICHARD die Pulsfrequenz bei gleicher Temperatur geringer als im Sommer. Dieser Einfluß des Hungers zeige sich bei den Pulmonaten viel deutlicher als bei den Wirbeltieren, wo dieselbe Erscheinung bekannt ist.

Im Jahre 1897 veröffentlichte FRANK C. BAKER Beobachtungen über die Frequenz der Herzschläge bei ungefähr 40 Arten von Muscheln und Schnecken der Gattungen *Anodonta, Margaritana, Unio, Sphaerium, Selenites, Vitrea, Conulus, Pyramidula, Polygyra, Succinea, Limnaea.* Er konstatiert, daß die Pulsfrequenz größer ist beim aktiven als beim ruhenden Tier, größer im ausgestreckten als im kontrahierten Zustand des Körpers, viel größer im Sommer als während des Winterschlafes.

Der Verfasser gibt bei allen Arten die Zahl der Herzkontraktionen während der Minute (bei einigen sowohl für den ausgestreckten als für den kontrahierten Körper) ziffermäßig an. Leider haben diese Angaben, auf deren Wiedergabe wir verzichten, nicht den geringsten wissenschaftlichen Wert, da Temperaturangaben vollständig fehlen. Dies ist um so weniger verständlich, als der Verfasser sehr wohl wußte, daß „the pulsations are visibly affected by heat and cold and by excitement". Bei den Pulmonaten beobachtete BAKER die Herzschläge an dem unverletzten Tiere durch die Schale hindurch. Bei nasser Schale seien die Beobachtungen leichter zu machen, weil dann die Schale durchsichtiger sei. Das ist gewiß richtig. Ich bemerke hier beiläufig, daß beispielsweise *Helix fruticum* ein außerordentlich günstiges Objekt ist, an dem man die durch die Schale hindurch sehr deutlich erkennbaren Herzpulsationen zu jeder Zeit leicht demonstrieren kann.

## Eigene Beobachtungen.

Meine eigenen Untersuchungen umfassen über 300 Einzelbeobachtungen, die an erwachsenen und an jungen Weinbergschnecken angestellt wurden.

Bei der Untersuchung der erwachsenen Exemplare verfuhr ich so, daß ich über dem Herzen in der Schale eine Oeffnung herausfeilte, die ich entweder mit durchsichtigen Membranen (z. B. englischem Kleb-Taffet) oder mit einem gewölbten Glasfensterchen verschloß, indem ich dasselbe rings um die Oeffnung mit Lack ankittete.

Diese Vorsichtsmaßregel scheint keiner meiner Vorgänger angewendet zu haben. Sie erlaubte mir z. B. bei einem normal zugedeckelten erwachsenen Exemplar, das am 5. Februar 1897 mit einem Guckfenster versehen worden war,

den Herzschlag bis zum 9. März zu beobachten. So lange lebte das Tier, obschon es während dieser Zeit oft sehr verschiedenen Temperaturen, und nicht selten in raschem Wechsel, ausgesetzt und dabei gewiß oft dem Erwachen und Abstoßen des Winterdeckels ganz nahe war.

Ich will von meinen an Erwachsenen angestellten Beobachtungen nur die an diesem Exemplar, das ich mit A bezeichne, gemachten resumieren.

Exemplar A.

| Durchschnittliche Temperatur Celsius | Zahl der Beobachtungen | Pulsschläge in der Minute Februar | März |
|---|---|---|---|
| + 4,5° | 1 | — | 6,50 |
| + 5,2° | 2 | 6,65 | — |
| + 6,3° | 3 | 7,89 | — |
| + 6,6° | 4 | — | 9,97 |
| + 7,7° | 3 | — | 12,40 |
| + 8,4° | 7 | 10,90 | — |
| + 8,7° | 3 | — | 13,50 |
| + 9,4° | 9 | 12,08 | — |
| + 9,6° | 4 | — | 14,66 |
| + 10,5° | 8 | 12,50 | — |
| + 10.8° | 1 | — | 17,— |
| + 11,9° | 5 | 14,76 | — |
| + 12,5° | 12 | 15,40 | — |
| + 12,5° | 2 | — | 19,10 |
| + 13,4° | 6 | 16,90 | — |
| + 14,0° | 1 | — | 24,— |
| + 14,4° | 1 | — | 23,50 |
| + 14,5° | 9 | 18,52 | — |
| + 15,3° | 6 | 19,96 | — |
| + 16,5° | 6 | 22,49 | — |
| + 17,6° | 10 | 25,43 | — |
| + 19,5° | 1 | 31,— | — |
| + 22,0° | 1 | 34,— | — |

Auffällig ist hierbei, daß die Zahl der Pulsationen durchgängig im März höher war als im Februar. Vielleicht ist das so zu erklären, daß das Tier erwacht war, aber nicht mehr die Kraft hatte, den Deckel zu sprengen.

Von den an unerwachsenen Exemplaren angestellten Beobachtungen erwähne ich folgende:

Beobachtungsobjekt eine unerwachsene, im Sommer 1896 ausgeschlüpfte *Helix pomatia* (Exemplar a).

Beobachtungszeit von Anfang Dezember 1897 bis 12. Februar 1898.

Das Tier die ganze Zeit in einem mit Brettern bedeckten Behälter im Freien, auf dem oberen Ende einer mit dem anderen senkrecht in die Erde gesteckten Glasröhre.

Das Tier starb zwischen 12. und 14. Februar 1898.

Es war Ende Dezember 1897 wiederholt niederen Temperaturen bis zu — 5,6° C ausgesetzt gewesen.

Mein Maximal- und Minimalthermometer hatte im Behälter für den Zeitraum

| | | Celsius | | Celsius |
|---|---|---|---|---|
| vom 18.—22. Dezember | gezeigt Lufttemperatur | Max. + 5° | Min. — 3° | |
| „ 22.—24. | „ „ „ | Max. + 4,75° | Min. — 5,25° | |
| „ 24.—26. | „ „ „ | Max. + 1,5° | Min. — 5,62° | |
| „ 26.—29. | „ „ „ | Max. + 5° | Min. — 5° | |
| „ 29. Dez. bis 1. Jan. | „ „ | Max. + 8,75° | Min. — 5° | |
| „ 1. Jan. bis 5. Jan. | „ „ | Max. + 9° | Min. — 2,5° | |

Das Versuchsobjekt hatte ferner in der 4. Januarwoche 1898 eine zweite Kälteperiode im Behälter überstanden, mit einer Minimaltemperatur von — 3,75° C.

Es ist einer dritten Kälteperiode in der 2. Februarwoche (Minimaltemperatur — 5° C im Behälter) erlegen.

Beobachtungsweise. Der Herzschlag war an diesem normal zugedeckelten Exemplar durch die Schale hindurch sicher zu beobachten.

Durchschnittlich wurde die Zahl der Herzschläge während einer Beobachtungsperiode von 5—6 Minuten gezählt.

Exemplar a.

| Durchschnittstemp. in Centigraden | Zahl der Beobachtungen | Zahl der Schläge pro Minute im Durchschnitt | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | 4.—20. Dez. | 20.—31. Dez. | 19.—22. Jan. | Februar |
| — 2,6 | 4 | — | — | 0,86 | — |
| — 2,25 | 2 | — | (22., 26.) 1,28 | — | — |
| — 1,25 | 2 | — | (21., 24.) 1,85 | — | — |
| — 1,23 | 7 | — | — | 1,40 | — |
| — 1,10 | 1 | (19.) 1,44 | — | — | — |
| — 0,8 | 4 | — | (23.—31.) 2,4 | — | — |
| — 0,8 | 2 | — | — | 1,82 | — |
| — 0,25 | 4 | — | (20.—30.) 3,06 | — | — |
| — 0,225 | 8 | (4.—19.) 2,80 | — | — | — |
| — 0,125 | 4 | — | — | 2,0 | — |
| — 0,07 | 3 | — | — | — | 1,64 |
| 0,15 | 2 | 3,77 | — | — | — |
| 0,2 | 1 | (4.) 3,70 | — | — | — |
| 0,3 | 3 | — | — | — | 2,11 |
| 0,36 | 5 | — | — | 2,72 | — |
| 0,5 | 2 | — | — | 2,84 | — |
| 0,6 | 1 | — | — | — | 3,50 |
| 1,0 | 1 | — | (22.) 4,90 | — | — |
| 1,5 | 1 | — | (31.) 5,80 | — | — |
| 1,7 | 9 | — | — | 4,04 | — |
| 1,8 | 1 | — | — | — | 4,30 |
| 2,0 | 2 | (9., 14.) 4,08 | — | — | — |
| 2,1 | 1 | — | — | — | (1.) 2,30 |
| 2,3 | 1 | — | (31.) 6,80 | — | — |
| 2,55 | 4 | (12., 17.) 4,77 | — | — | — |
| 2,6 | 12 | — | — | 4,03 | — |
| 3,0 | 1 | (15.) 3,50 | — | — | — |
| 3,4 | 10 | — | — | 4,63 | — |
| 3,4 | 1 | — | — | — | (1.) 4,0 |
| 4,3 | 1 | — | — | 5,0 | — |
| 4,35 | 4 | — | — | 5,72 | — |
| 4,35 | 2 | (13., 15.) 7,50 | — | — | — |
| 5,2 | 4 | — | — | 6,99 | — |
| 6,45 | 2 | — | — | 8,65 | — |
| 6,5 | 2 | (13., 14.) 14,70 | — | — | — |
| 7,0 | 1 | (13.) 16,0 | — | — | — |
| 8,2 | 1 | — | — | — | (2.) 9,5 |

Man vergleiche Tab. VI und VII, Taf. 4.

Hierzu ist zu bemerken, daß die Temperaturangaben für den Zeitraum vom 4.—20. Dezember nicht ganz genau sind. Das Thermometer stand auf dem Boden, anstatt frei im Raum aufgehängt zu sein.

Im direkten Gegensatz zu dem am erwachsenen Tier A in der vorher angeführten Versuchsreihe erhaltenen Resultate, zeigt diese Versuchsreihe eine abnehmende Frequenz der Herzschläge bei der Fortdauer des Winterschlafes. Im vorliegenden Falle scheint das Tier gleichsam im Winterschlaf gestorben zu sein.

Nachdem das Exemplar a im Februar 1898 gestorben, wurde die Beobachtung an einem zweiten, gleich alten, normal zugedeckelten Exemplar b, das vorher in meinem Keller gelegen hatte, in derselben Weise bis zum 4.—5. März fortgesetzt, zu welchem Zeitpunkt es künstlich aufgeweckt wurde.

Am 6. März mittags zählte ich an dem wachen Tier im Zimmer (geschlossene Veranda) bei + 14,5° C durchschnittlich 23 Herzschläge.

Folgendes war am winterschlafenden Tier b konstatiert worden:

| Temperatur in Centigraden | Zahl der Beobachtungen | Herzschläge in der Minute Februar | März |
|---|---|---|---|
| — 0,6° | 1 | 1,0 | — |
| + 0,2° | 1 | 1,40 | — |
| + 2,65° | 2 | 2,36 | — |
| + 4,0° | 1 | — | 3,5 |
| + 5,3° | 2 | 5,75 | — |
| + 5,7° | 1 | — | 4,25 |
| + 6,3° | 1 | 9,70 | — |
| + 7,7° | 4 | 8,26 | — |

Weitere Beobachtungen wurden an einem dritten normal zugedeckelten gleichalterigen, aber kleineren Exemplare c im März 1898 angestellt, das 1897 ohne Kalk gehalten worden war. Man vergleiche Tab. VIII u. IX, Taf. 4 u. 5.

| Temperatur Celsius | Zahl der Beobachtungen | Herzschläge in der Minute |
|---|---|---|
| + 2,3° | 1 | 5,33 (unsicher) |
| + 3,2° | 1 | 2,80 |
| + 4,1° | 1 | 4,60 |
| + 5,65° | 2 | 5,87 |
| + 7,0° | 1 | 10,0 |
| + 7,3° | 1 | 7,0 |
| + 8,5° | 3 | 11,20 |
| + 9,6° | 3 | 10,80 |
| + 10,6° | 1 | 12,50 |
| + 11,3° | 5 | 16,20 |
| + 13,0° | 1 | 17,30 |
| + 14,0° | 2 | 22,80 |
| + 14,8° | 1 | 24,50 |

Einige im März 1898 angestellte Beobachtungen über den Herzschlag eines ganz jungen Exemplares d mit durchsichtigem Gehäuse, das 1897 aus dem Ei

geschlüpft war, aber nur mit einem pergamentartigen Deckel zugedeckelt, wahrscheinlich im Laufe des Winters einmal erwacht war:

| Temperatur Celsius | Zahl der Beobachtungen | Herzschläge in der Minute |
|---|---|---|
| 0° | 1 | 5,0 |
| 2,2° | 1 | 7,33 |
| 3,1° | 1 | 13,0 |
| 7,0° | 1 | 29,0 |

Ich füge zur Erläuterung einige Tabellen (Taf. 1—5) bei, welche die Beziehungen zwischen der Temperaturkurve und der Pulsfrequenzkurve sehr deutlich demonstrieren.

Versuchsobjekt A, mit dem Glasfenster über dem Herzen (Tab. I—V), wurde zwischen dem inneren und äußeren Fenster meines Arbeitszimmers, doch beschattet, gehalten. Verschiedene Temperaturen konnten leicht durch abwechselndes partielles oder totales Oeffnen oder Schließen des äußeren oder des inneren Fensters erzielt werden.

Die Tabellen zeigen:

1) daß bei niederen Temperaturen, von 0 bis ca. 8°, die beiden Kurven einander der Ordnung der Zahlen nach sehr genähert und so ziemlich parallel verlaufen;

2) daß die Pulsfrequenzkurve bei steigender Temperatur progressiv stärker von der Temperaturkurve nach oben divergiert;

3) daß die Divergenz um so größer zu sein scheint, je rascher die Temperatur steigt;

4) daß nach erfolgtem raschen Steigen der Temperatur, bei nachherigem Sinken derselben, die Pulsfrequenz rascher abzunehmen scheint, als sie beim Steigen zunahm;

5) daß bei wiederholter Einwirkung von Temperaturerhöhungen und Erniedrigungen die Divergenz der beiden Kurven geringer, d. h. die Reaktionen des Herzens undeutlicher zu werden scheinen.

Das Resultat 1) ist besonders deshalb von Interesse, weil es sich hier um die Temperaturen handelt, denen normalerweise die winterschlafenden Schnecken während des Winters ausgesetzt sind. Es zeigt deutlich die herabgesetzte Reaktionsfähigkeit.

Zum Schluß weise ich darauf hin, daß ich zu wiederholten Malen den Herzschlag bei lange andauernden niederen Temperaturen unter 0 bis zu —3° C deutlich beobachtet habe.

Die längst festgestellte Tatsache, daß die Pulsfrequenz im Sommer während des wachen Zustandes sehr viel beträchtlicher ist als bei derselben Temperatur während des Winterschlafs, habe ich wiederholt bestätigen können. So zählte ich beispielsweise am 16. Juni 1897 bei einer einjährigen Schnecke durch die Schale hindurch 53—55 Herzschläge bei einer Temperatur von 18,8—19° C.

## Literaturverzeichnis.

1803 Spallanzani, Lazare, Trois Mémoires sur la Respiration. Traduits en Français d'après le manuscrit inédit de l'auteur par Jean Senebier. An XI. Genève et Paris.

1824 Carus, Carl Gustav, Von den äußeren Lebensbedingungen der weiß- und kaltblütigen Thiere. Eine von der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Kopenhagen gekrönte Preisschrift. Nebst zwei Beilagen über Entwickelungsgeschichte der Teichhornschnecke und über Herzschlag und Blut der Weinbergschnecke und des Flußkrebses. Mit 1 illum. u. 1 schwarzen Kupfertaf. Leipzig.

1829 Gaspard, B., Ueber die Physiologie der Weinbergschnecke (aus: Journ. de Magendie, T. II) in „Isis" von Oken. Mit Anmerkungen von Bell.

1846 Barkow, H. C. L., Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Thierreich dargestellt. Berlin.

1862 Sporleder, A., Beobachtungen an lebenden Schnecken, p. 147. Ueber das Pulsiren des Herzens. Malakozool. Blätter (Fortsetz. d. Zeitschr. f. Malakozool.). Herausgegeb. von Louis Pfeiffer, Bd. 10. Cassel.

1872 Foster, M., Ueber einen besonderen Fall von Hemmungswirkung. Arch. f. d. gesammte Physiol. von Pflüger, Bd. 5.

1875 — and Dew-Smith, A. G., On the Behaviour of the Hearts of Mollusks under the Influence of Electric Currents. Proceed. Royal Soc. London, Vol. 23. London.

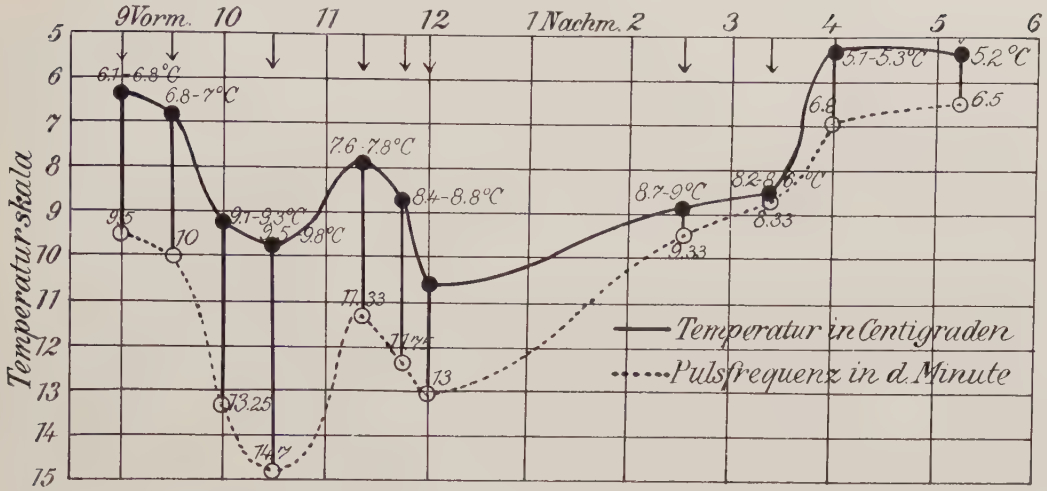
1884 Biedermann, Wilhelm, Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. 14. Mitt. Ueber das Herz von Helix pomatia. (Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie der Muskeln.) Sitzungsbericht K. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl., Bd. 89, Abt. 3.

1887 Yung, Émile, Contributions à l'histoire physiologique de l'Escargot (Helix pomatia). Mém. couronnés et Mém. des Savants étrangers publiés par l'Acad. R. Belgique.

1887—1888 Richard, J., Recherches physiologiques sur le Cœur des Gastéropodes pulmonés. Travaux du Laborat. de Zoologique du Dr. Paul Girod, Professeur. Faculté des Sciences de Clermond-Ferrand, T. 1. (Revue d'Auvergne 1888.)

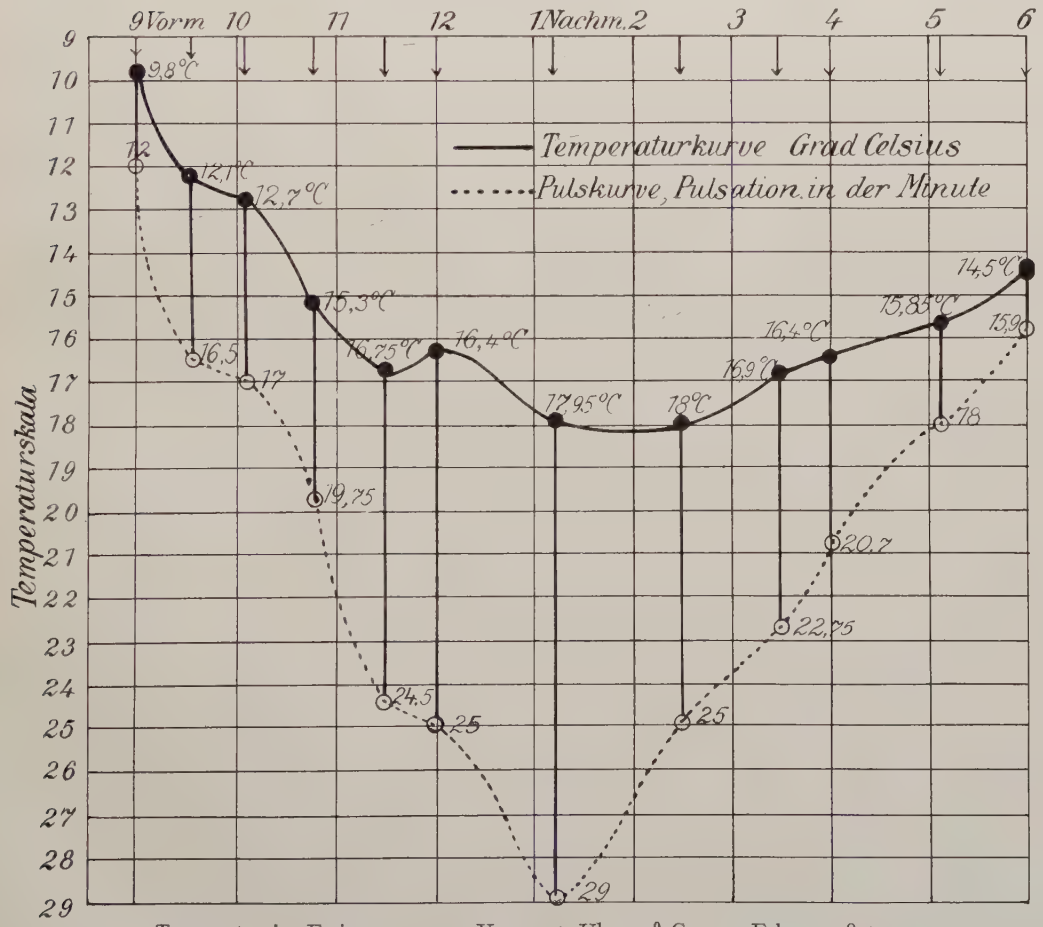
1897 Baker, Frank, C., On the Pulsation of the Molluscan Heart. The Journal of the Cincinnati Soc. of Nat. History, Vol. 19, No. 2.

Tabelle I. *Helix pomatia* L. Exemplar A ad.




Temperatur im Freien Vorm. 7 Uhr + 1° C. 22. Februar 1897.
(Meteorol. Zentralanstalt Zürich) Nachm. 1 „ + 2° C.

Tabelle III. *Helix pomatia* L. Exemplar A ad.



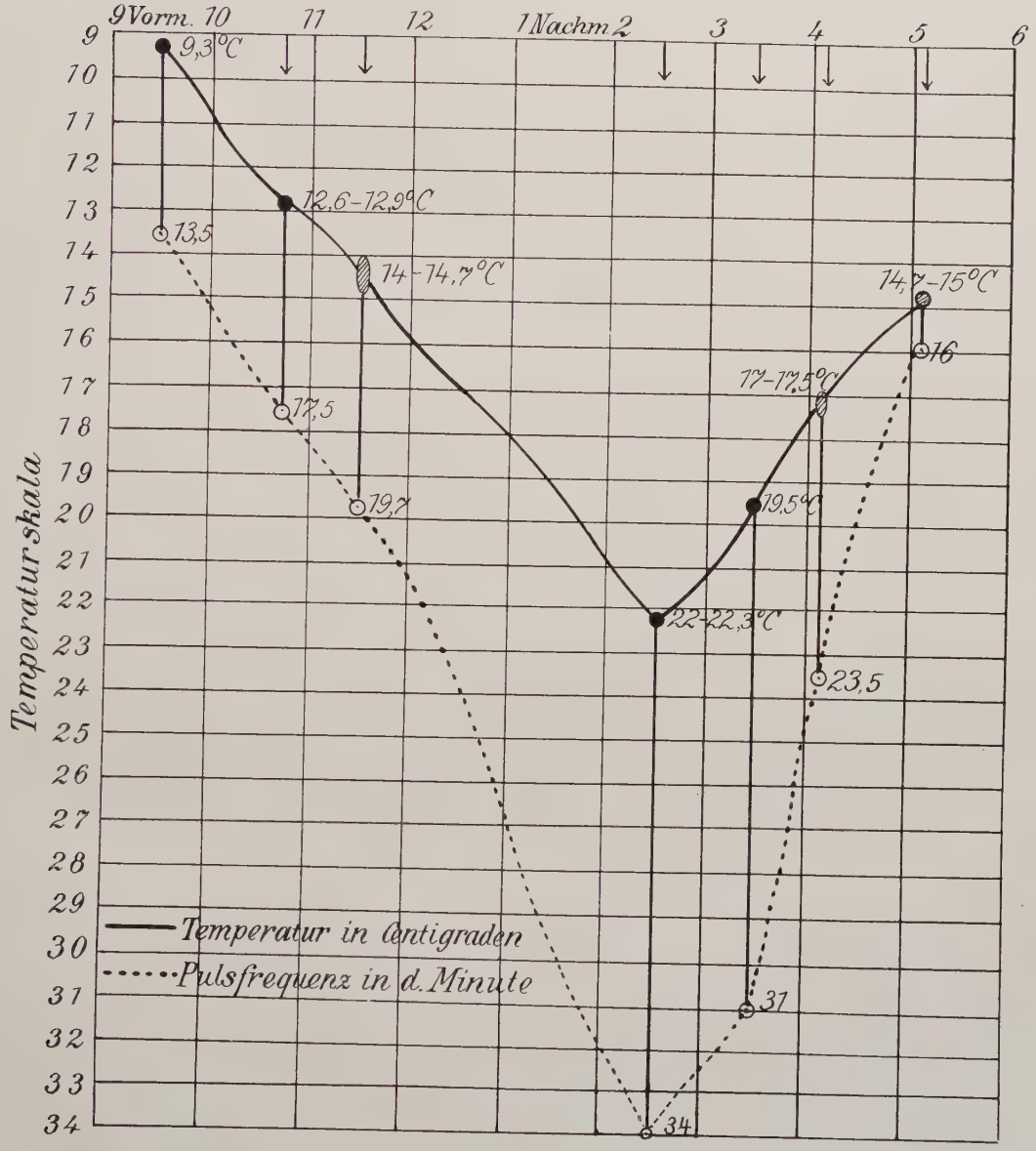

Temperatur im Freien Vorm. 7 Uhr 0° C. 24. Februar 1897.
(Meteorol. Zentralanstalt Zürich) Nachm. 1 „ 11° C.



Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

Tabelle II.

*Helix pomatia* L. Exemplar A ad.

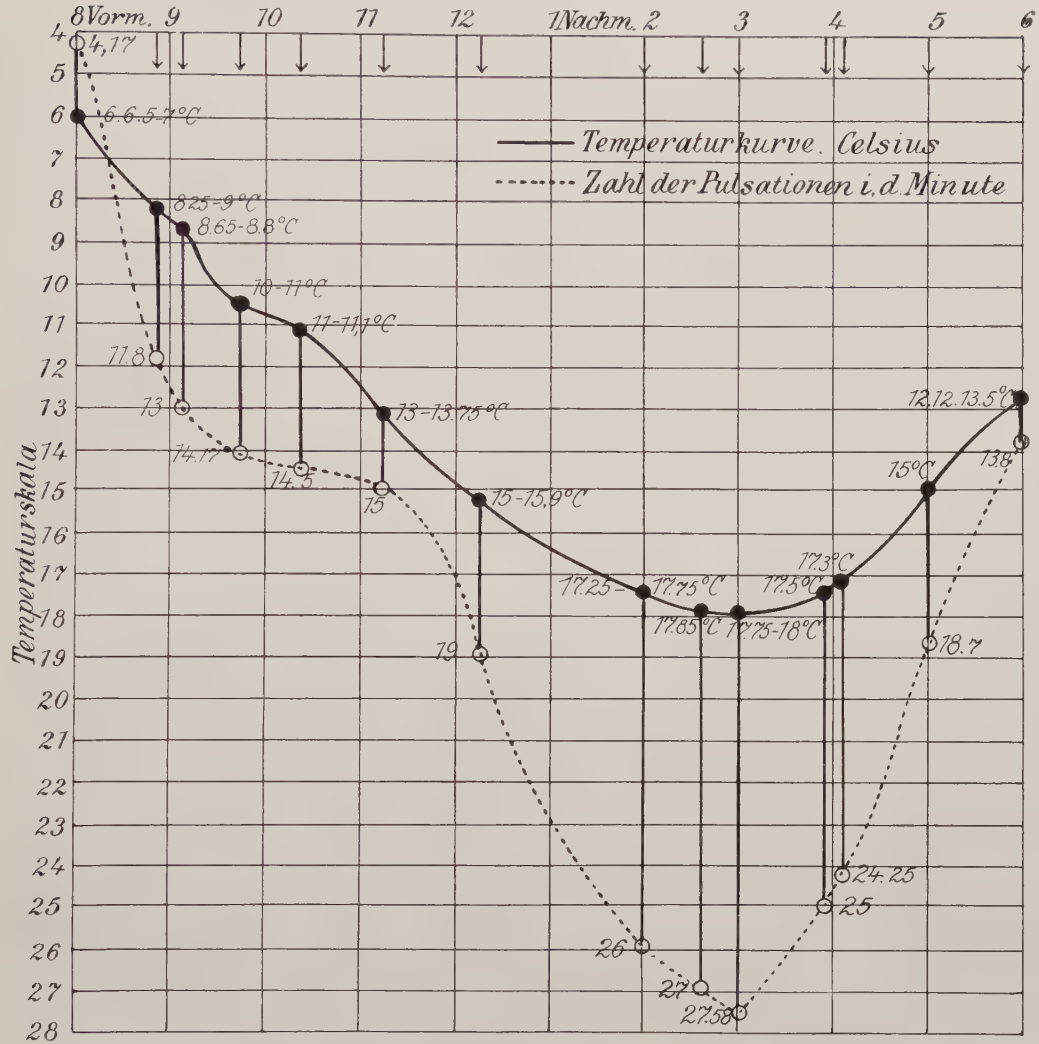



Temperatur im Freien Vorm. 7 Uhr — 2° C. 23. Februar 1897.
(Meteorol. Zentralanstalt Zürich) Nachm. 1 „ + 9° C.



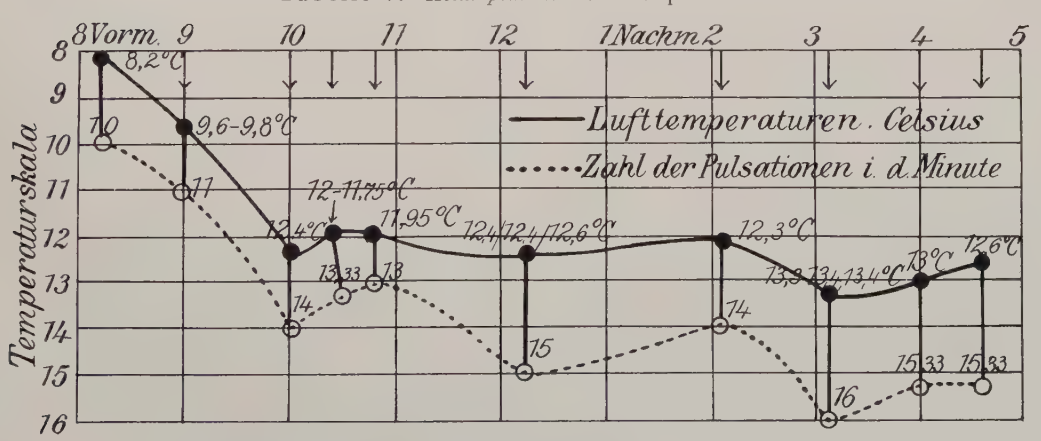
Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

Tabelle IV. *Helix pomatia* L. Exemplar A ad.




Temperatur im Freien Vorm. 7 Uhr — 2° C. 25. Februar 1897.
(Meteorol. Zentralanstalt Zürich) Nachm. 1 „ + 9° C.

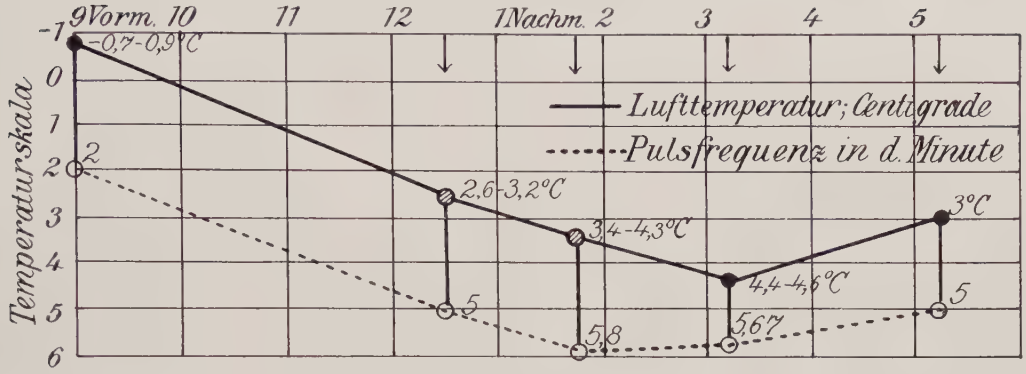
Tabelle V. *Helix pomatia* L. Exemplar A ad.




Temperatur im Freien Vorm. 7 Uhr + 5° C. 27. Februar 1897.
(Meteorol. Zentralanstalt Zürich) Nachm. 1 „ + 10° C

Tabelle VI.

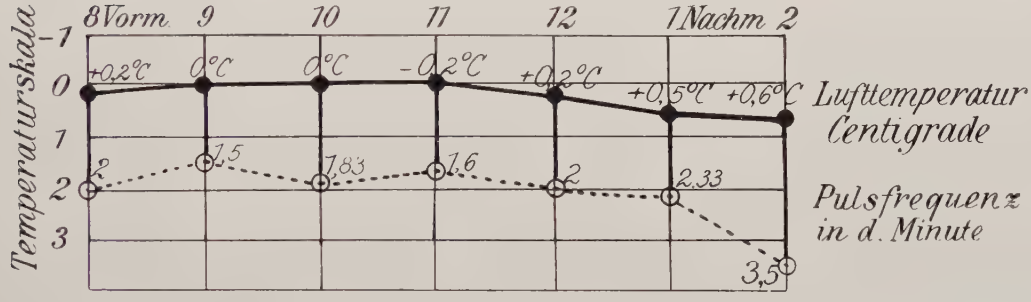
*Helix pomatia* L. Exemplar a, jung.




Datum der Beobachtung: 30. Januar 1898.

Tabelle VII.

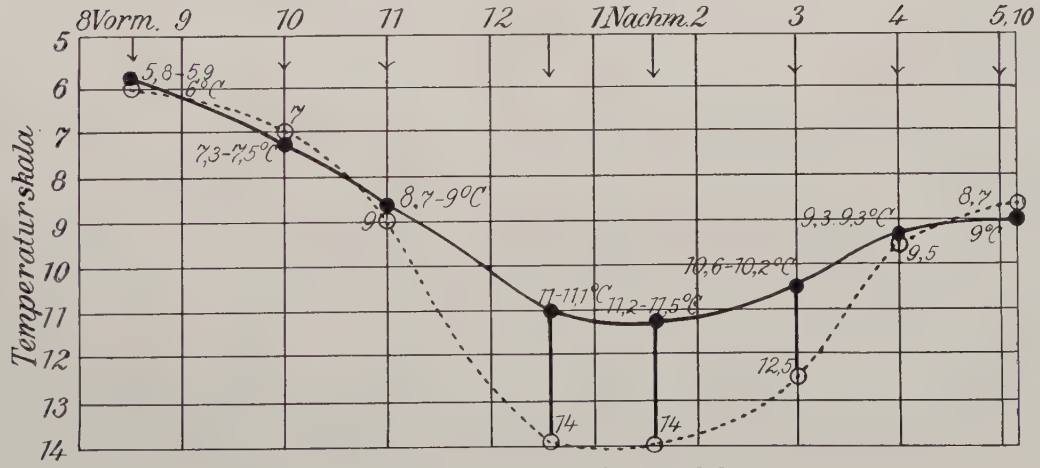
*Helix pomatia* L. Exemplar a, jung.




Datum der Beobachtung: 5. Februar 1898.

Tabelle VIII.

*Helix pomatia* L. Exemplar c.



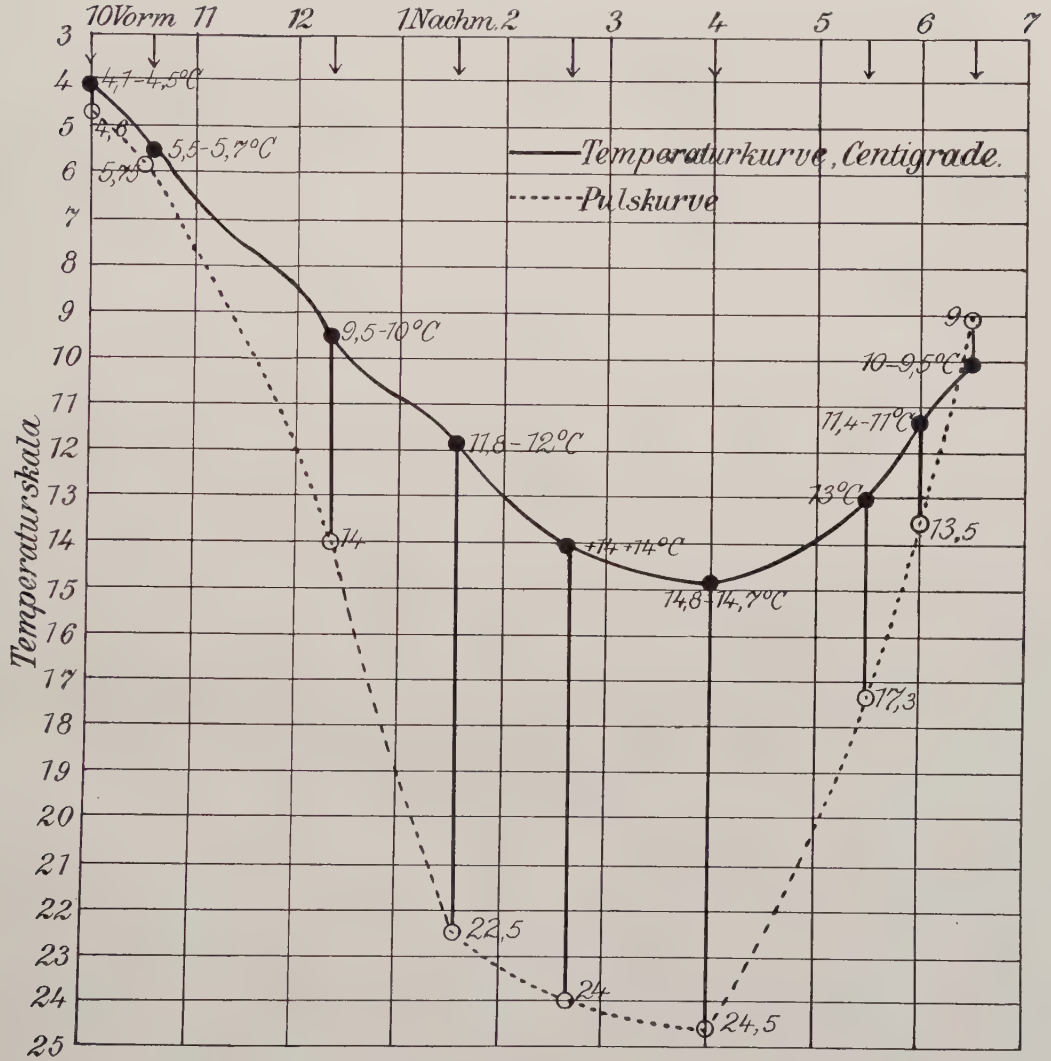

Datum der Beobachtungen: 16. März 1898.



Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

Tabelle IX.

*Helix pomatia* L. Junges Exemplar c, ohne Kalk aufgezogen.




Datum der Beobachtungen: 14. März 1898.



Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

II.

# Ueber die Beziehungen der Pigmentzellen in der Fischhaut zum sympathischen Nervensystem.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von

Karl v. Frisch.

(Aus der biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit Tafel 6 und 7 und 3 Textfiguren.

Durch die exakten Versuche, die POUCHET in den siebziger Jahren des vorigen Jahrhunderts veröffentlichte, wissen wir, daß die Gestaltsänderung der schwarzen Pigmentzellen in der Fischhaut — seien es nun Bewegungen der Zellen selbst oder Bewegungen der Pigmentkörnchen innerhalb des Zellplasmas — unter dem Einfluß des Nervensystems, und zwar des Nervus sympathicus, erfolgen. POUCHET zeigte an Schollen, daß Durchtrennung des Rückenmarks auf die Färbung gar keinen Einfluß hat; dagegen stellte sich nach Zerstörung des Sympathicus im Schwanzteil der Wirbelsäule, wo er zusammen mit den großen Blutgefäßen, die bei der Operation mit zerstört werden mußten, im Hämalkanal verläuft, sofort Verdunklung des Körpers kaudal von der Durchtrennungsstelle ein. Durchschneidung der Spinalnerven hatte, wenn sie distal von den Vereinigungsstellen mit den Aesten des Sympathicus vorgenommen wurde, die Lähmung (Expansion) der Pigmentzellen in den zugehörigen Hautgebieten zur Folge. Am Kopfe erhielt er nach Durchschneidung des Nervus trigeminus Verdunklung des von diesem Nerv versorgten Hautbezirkes.

Diese Versuche sind wiederholt bestätigt worden. Heute wird es in der Vorlesung demonstriert, daß bei der Forelle die Sympathicusdurchtrennung im Hämalkanal binnen wenigen Minuten maximale Verdunklung der dahinter liegenden Körperpartie bewirkt, und daß sie in maximale Aufhellung umgewandelt werden kann durch elektrische Reizung des Sympathicus hinter der Schnittstelle. Da aber der Farbwechsel zweifellos vom Gehirn aus beeinflußt wird — ich erinnere nur an die Anpassung an schwarzen und weißen Untergrund, die, wie auch bereits POUCHET wußte, bei geblendeten Fischen nicht eintritt — ist die Frage berechtigt: Auf welchem Wege ist die Verbindung zwischen dem cerebrospinalen und dem sympathischen Nervensystem hergestellt? Und besitzt das letztere einen selbständigen Einfluß oder ist es nur Leitungsbahn? Darüber geben die folgenden Versuche Aufschluß.

Zunächst sei erwähnt, daß auch an Karauschen (Carassius vulgaris NILSS.) und Ellritzen (Pfrillen, Phoxinus laevis L.), welch letztere wegen ihres ausgesprochenen Farbwechsels zu solchen Experimenten besonders geeignet sind und auf die sich die Versuche, wenn nichts anderes angegeben ist, beziehen, POUCHETs

Behauptungen sich bewahrheiten. Durchtrennung des Rückenmarks hinter der Rückenflosse hat keinen Effekt; ich habe so operierte Pfrillen mehrere Wochen gehalten, ohne daß sich ein Unterschied in der Färbung zwischen Schwanzteil und Vorderteil bei ihnen bemerkbar machte. Bei Zerstörung des Sympathicus (samt den Blutgefäßen) im Hämalkanal aber ist schon nach $^1/_2$—1 Minute die Verdunklung der kaudalen Partie erkennbar, nach etwa 3 Minuten ist sie sehr deutlich, nach 5—10 Minuten maximal.

Man kann die Zerstörung mit einem sehr feinen Messerchen vornehmen; empfehlenswerter ist es, den Gewebsstrang im Hämalkanal, der durch einen kleinen Längsschnitt leicht sichtbar zu machen ist, resp. das Rückenmark durchzubrennen; ein Thermokauter ist in Anbetracht der Kleinheit der Fischchen zu grob; ich verwendete mit Vorteil ein einfaches Instrument (s. Fig. 1), glühend gemacht, verhindert die Metallkugel (*K*) als Wärmereservoir ein zu rasches Auskühlen der Spitze.

Fig. 1.

Als ich einigen Pfrillen (um die Regeneration des Sympathicus längere Zeit hintanzuhalten) hinter der Rückenflosse ein Stückchen der Wirbelsäule exzidierte, trat natürlich auch zunächst Verdunklung ein; ich gestehe, daß ich überrascht war, als am nächsten Tag bei allen der Schwanzteil[1]) weiß war; und am zweitnächsten Tag war ich abermals überrascht, denn der Schwanzteil war nun wieder schwarz. So blieb er. Diese Erscheinung tritt auch regelmäßig ein, wenn man die Wirbelsäule nur durchschneidet, oder das Rückenmark und den Inhalt des Hämalkanals, manchmal auch, wenn man nur den letzteren durchtrennt. In den ersten 8—9 Stunden nach der Operation bleibt der Schwanzteil tief dunkel. Dann beginnt die Aufhellung, und zwar als Folge der Anämie. Dies geht daraus hervor, daß in allen Fällen, wo die Weißfärbung eintrat, die Blutzirkulation hinten vollständig unterbrochen war; man kann sich über den Stand der Zirkulation leicht unterrichten, indem man bei schwacher Vergrößerung unter dem Mikroskop die Schwanzflosse beobachtet. Wenn aber die Aufhellung unterbleibt, was bei der einfachen Sympathicusdurchtrennung die Regel ist, ist zwar die Zirkulation infolge der Zerstörung der großen Gefäße herabgesetzt, doch finden sich an jedem Flossenstrahl Gefäße, in denen das Blut in normaler, lebhafter Strömung ist. Offenbar gelangt es auf kollateralen Bahnen nach rückwärts. Tritt Anämieaufhellung ein, so nimmt sie fast bis zur völligen Weißfärbung zu (vergl. Taf. 6, Fig. 1 und Taf. 7, Fig. 5). Diese geht nach einem Tag wieder in eine Dunkelfärbung über und nun können die Pigmentzellen durch elektrische Reize nicht mehr zur Kontraktion gebracht werden, während dies bei der ersten Verdunklung

1) Als Schwanzteil bezeichne ich kurz den Teil des Körpers, der kaudal von der Operationsstelle liegt.

leicht gelingt; sie sind also offenbar tot. Der Schwanzteil wird dann nekrotisch, und wenn er schließlich abfällt oder das Tier stirbt, ändert sich doch nichts an seiner Dunkelfärbung.

Die Anämieaufhellung kann man auch an unverletzten toten Fischen beobachten. Sie stellt sich bei Pfrillen etwa 8—10 Stunden nach dem Tode ein und ist ganz unabhängig vom Zentralnervensystem; das folgt schon aus den obigen Versuchen und auch daraus, daß sie durch Zerstörung des Rückenmarks nicht gehindert wird.

Die Durchschneidung des Grenzstranges wurde, abgesehen von einigen resultatlosen Versuchen POUCHETs am Halssympathicus der Schollen, bisher stets im Hämalkanal vorgenommen; sie ist aber auch weiter vorn nicht schwer auszuführen. „Der Grenzstrang des Rumpfes", sagt STANNIUS[1]) von den Knochenfischen, „liegt immer hart an der Wirbelsäule über der Niere oder in dem Rückenteil der Niere etwas eingebettet". Ich pflegte mit einem feinen krummen Messerchen in die Bauchhöhle einzustechen und unten an der Wirbelsäule einen Schnitt zu führen. Man kann diesen bei den Pfrillen bis unter das Vorderende der Rückenflosse nach vorn verlegen und erhält immer kaudale Verdunklung; durchtrennt man aber wenige Millimeter vor der Rückenflosse, über dem Ursprung der Bauchflossen oder kranial davon, so tritt prompt maximale Verdunklung des Kopfteiles, d. h. des ganzen Körpers, soweit er vor der Schnittstelle liegt, ein, während der Schwanzteil seine normale Färbung behält (vergl. Taf. 7, Fig. 6). An einigen Tieren, die den Eingriff gut überstanden, konnte ich mich überzeugen, daß dieser Zustand in den nächsten Tagen erhalten bleibt. Es gelang auch mehrmals, den Sympathicus nur auf einer Seite zu durchschneiden (natürlich konnte auf das Gelingen nur aus dem Effekt geschlossen werden); es trat dann die Expansion der Pigmentzellen nur an der operierten Seite auf und war in der Medianlinie am Rücken scharf abgegrenzt, wie dies die Fig. 8 auf Taf. 7 zeigt. Diese halbseitige Verdunklung war wohl nie maximal, es blieben kleine hellere Fleckchen bestehen; ob dies auf unvollständige Durchtrennung oder auf Verbindungen mit dem Grenzstrang der anderen Seite zurückzuführen ist, muß dahingestellt bleiben.

Es verdunkelt sich in diesen Fällen auch der Teil des Kopfes, der dem Innervationsgebiet der Nervus trigeminus entspricht, dessen Einfluß auf die Chromatophoren von POUCHET an Schollen nachgewiesen wurde. In der Tat bewirkt die Durchtrennung des Ramus ophthalmicus nervi trigemini am Beginn seines Verlaufs am Dach der Augenhöhle, wo er leicht zugänglich ist, auch bei den Pfrillen Verdunklung oben am Kopfe von den Augen bis zur Schnauzenspitze; es handelt sich aber offenbar nur um eine äußerliche Beimischung sym-

1) Das peripherische Nervensystem der Fische, 1849, p. 134.

pathischer Fasern zum Trigeminus, sonst wäre auch folgende Tatsache nicht zu erklären: Wenn man den Sympathicus vor der Rückenflosse, an der Stelle, wo die Grenze zwischen kaudalem und kranialem Verlauf der zu den Pigmentzellen ziehenden („pigmentomotorischen") Nervenfasern liegt, elektrisch reizt, hellt sich der ganze Fisch auf, und zwar auch die vom Trigeminus versorgten Hautstellen, und das wird nicht im geringsten gehindert, wenn man vorher das Gehirn samt verlängertem Mark vollständig entfernt hat. Durchschneidet man den Ramus ophthalmicus in der Augenhöhle nicht unmittelbar nach seinem Eintritt, sondern weiter vorn (schnauzenwärts), so wird der schwarze Fleck, der auf der Stirn entsteht, kleiner; die Erklärung dafür wird in den „Rami frontales" zu finden sein, die vom Nerven in der Augenhöhle abzweigen und durchs Stirnbein zur Haut ziehen.

Es fragt sich nun, ob an jener Stelle zwischen Bauch- und Rückenflosse, von der aus die pigmentomotorischen Fasern sowohl nach vorn als nach hinten verlaufen, ein Zentrum im Sympathicus anzunehmen ist. Die Untersuchung wird durch den Umstand sehr erleichtert, daß bei Pfrillen ca. $^1/_2$ Stunde nach dem Tod plötzlich eine maximale Aufhellung, d. h. Kontraktion aller Pigmentzellen eintritt, die ca. 20 Minuten (die Zeiten variieren sehr) anhält; dann färben sich die Fische wieder tiefdunkel und bleiben so bis zur Anämieaufhellung, mit der diese erste Aufhellung nichts zu tun hat. Wenn man nämlich einer derart postmortal aufgehellten Pfrille den Sympathicus durchtrennt, hat dies genau denselben Erfolg wie die Durchtrennung am lebenden Tier. Diese Aufhellung ist also der Ausdruck einer vom Zentralnervensystem ausgehenden Erregung. Das Gehirn, samt dem verlängerten Mark, ist dabei unbeteiligt, denn seine Entfernung hat auf die Aufhellung gar keine Wirkung; aber auch vom sympathischen Nervensystem geht sie nicht aus, sondern vom Rückenmark. Denn sie macht sofort einer Verdunklung Platz, wenn das Rückenmark (mit einer feinen Sonde) zerstört wird; und sie kommt überhaupt nicht zustande, wenn man diese Zerstörung durchführt, noch ehe sie eingetreten ist. Man hat sich also vorzustellen, daß in der Region der Bauchflossen (bei der Pfrille) die Nervenfasern, welche die Pigmentzellen versorgen, aus dem Rückenmark in den Sympathicus übertreten und mit diesem nach vorn und hinten verlaufen. Auf die genauere Lokalisation dieser Stelle komme ich später zurück.

Es ist wohl das Absterben des Rückenmarks die Ursache dieser postmortalen Erregung; sie ist in ihrer Wirkung nicht auf die Pigmentzellen beschränkt, sondern äußert sich auch in Muskelzuckungen, die sich als unregelmäßige Zuckungen der Flossen und Haut bemerkbar machen und gleichzeitig mit dem Beginn der Aufhellung zu erscheinen pflegen. Zu den Muskeln wird aber, nebenbei bemerkt, die Erregung natürlich auf ganz anderen Wegen

geleitet; das illustriert z. B. folgender einfacher Versuch: Zerschneidet man einer Pfrille im Stadium der Erregung die Wirbelsäule hinter der Rückenflosse, so verdunkelt sich der Schwanzteil, die Muskelzuckungen daselbst werden aber gar nicht beeinträchtigt.

Es genügt ein kleiner Teil des Rückenmarks zum Hervorbringen der maximalen Aufhellung. Tötet man eine Pfrille und durchschneidet ihr die Wirbelsäule (also auch Rückenmark und Sympathicus) an zwei nicht weit voneinander entfernten Stellen, die die oben besprochene Austrittsstelle der Pigmentnervenfasern aus dem Rückenmark zwischen sich einschließen, so stellt sich in der gewohnten Zeit die Aufhellung ein, welche dann, da ja die beiden Schnitte auch den Sympathicus getroffen haben, als heller Gürtel auf die dazwischen liegende Zone beschränkt bleibt und vorn und hinten mit scharfer Grenze endet, wie die Bilder (Taf. 6, Fig. 2 und Taf. 7, Fig. 7) gut zeigen[1]). Doch scheint der vordere Teil des Rückenmarks, wenn er nicht künstlich ausgeschaltet wird, an der Aufhellung mit beteiligt zu sein. Denn es zeigt sich, daß diese länger anhält, wenn das Rückenmark vom Kopf bis zur Rückenflosse sich geltend machen kann, als wenn etwa das vorderste Drittel von dieser Strecke unwirksam gemacht wird. Dagegen ist es für die Dauer der Erregung unwesentlich, wenn man das Rückenmark unmittelbar hinterm Kopf oder unter der Rückenflosse durchtrennt. Ich tötete zu diesen Versuchen eine Anzahl Pfrillen und durchschnitt ihnen in dem Moment, als die Aufhellung begann, die Wirbelsäule an den verschiedenen Stellen. Daß die äußeren Bedingungen für alle Tiere möglichst dieselben sein müssen, wenn man die Resultate vergleichen will, versteht sich von selbst; besonders muß man auf gleiche Wassertemperatur achten, da in der Wärme der Prozeß bedeutend schneller abläuft; wie groß der Unterschied ist, illustrieren die folgenden Zahlen: einige Pfrillen wurden getötet und zum Teil in Wasser von ca. 20 ° C, zum anderen Teil in solches von ca. 7 ° gelegt; bei den ersteren trat die Aufhellung nach etwa $^1/_4$ Stunde ein und hielt 7—20 Minuten an, bei den letzteren aber kam sie erst nach ca. 1 Stunde und dauerte länger als 1 Stunde an.

Obwohl nun aus den angeführten Tatsachen hervorgeht, daß das Rückenmark selbständig Erregungen, welche die Ballung der Pigmentzellen bewirken, aussenden kann, scheint doch die Färbung der lebenden Fische hauptsächlich vom Gehirn aus beherrscht zu sein. Denn wenn man einer lebenden Pfrille an einem beliebigen Punkt zwischen Kopf und der besprochenen Uebertrittsstelle der Nervenfasern in den Sympathicus das Rückenmark durchtrennt, oder auch,

1) Vorn liegt die Grenze einige Millimeter kaudal von der Schnittstelle, hinten fällt sie mit ihr zusammen; es erklärt sich dies aus dem schräg nach hinten gerichteten Verlauf der Spinalnerven; die hintere Grenze ist nicht nach hinten verschoben, weil durch den Schnitt auch die Nerven, die weiter vorn die Wirbelsäule verlassen haben, durchgetrennt werden.

wenn man dieses intakt läßt und das Gehirn entfernt, erfolgt Verdunklung des Tieres, und zwar maximale Verdunklung, denn sie kann nun durch Sympathicuszerstörung nicht mehr verstärkt werden. Sie bleibt etwa 5—10 Minuten maximal, dann pflegen in eng begrenzten Hautbezirken, meist in Form kleiner heller Querstreifen, die ersten Anzeichen der Kontraktion aufzutreten, die aber nur schwache Fortschritte machen, bis nach etwa $^1/_2$ Stunde, meist ziemlich plötzlich, die maximale Aufhellung sich einstellt.

Um die Uebertrittsstelle der Nervenfasern festzulegen, nahm ich bei einer großen Zahl von Pfrillen, teils lebenden, teils toten im Stadium der ersten Aufhellung, Durchtrennungen vor und gab die Fische nach eingetretenem Erfolg für kurze Zeit in heißes Wasser, worauf sie sich leicht skelettieren lassen. Die kritische Stelle liegt in der Gegend des 15. Wirbels, auf mehrere (2—3) Wirbel verteilt, kann aber bei verschiedenen Individuen um 1—2 Wirbel nach vorn oder rückwärts verschoben sein. Es treten erst die Fasern für die vordere Körperhälfte, dann die für die hintere Hälfte aus. Das folgt daraus, daß es eine Stelle gibt — die eben meistens am 15. Wirbel liegt — wo die Sympathicusdurchtrennung weder den Schwanzteil noch den Kopfteil alteriert. Zerschneidet man nun an diesem Punkt das Rückenmark, so verdunkelt sich der Schwanzteil, während der Kopfteil seine normale Farbe behält. Kranial vom 12. und kaudal vom 18. Wirbel erzielte die Sympathicusdurchschneidung stets vollständige Verdunklung des kranialen resp. kaudalen Körperteiles. Um bei der Wirbelbezeichnung einem Mißverständnis vorzubeugen, sei erwähnt, daß die erste lange Rippe (+ in nebenstehender schematischer Skizze) dem 4. Wirbel zugehört.

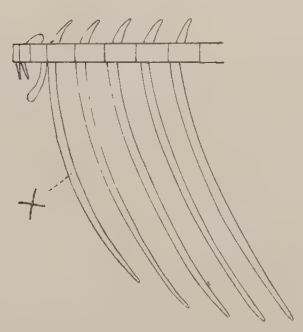


Fig. 2.

Ich möchte nun an der Hand des Schemas (Taf. 6, Fig. 4), in dem *W* die Wirbelsäule, *R* das Rückenmark, *S* den Sympathicus, *T* den Trigeminus, *N* zwei Spinalnerven, die schwarz eingezeichneten Linien die zu den Pigmentzellen (*P*) ziehenden Nervenfasern, der dickere Strich (*Z*) das Rückenmarkszentrum andeuten sollen, die Tatsachen, aus denen der Verlauf der Fasern bei der Pfrille geschlossen wurde, kurz wiederholen: 1) Durchtrennung der Wirbelsäule in Strecke a und Strecke b am postmortal aufgehellten Tier: Verdunklung kranial von der vorderen und kaudal von der hinteren Schnittstelle, Erhaltenbleiben der Hellfärbung in der zwischenliegenden Zone. 2) Dieselben zwei Schnitte am lebenden Tier: Verdunklung des ganzen Tieres[1]), nach einiger Zeit Aufhellung zwischen den Schnitten.

1) Die zwischen den Schnitten liegende Zone verdunkelt sich dabei meist etwas langsamer als die übrigen Teile, so daß sie sich in den allerersten Minuten hell abhebt; ich halte dies für eine Folge des durch die Durchtrennung des Rückenmarks gesetzten Reizes, der nur auf diese Zone wirken kann.

3) Durchtrennung des Sympathicus in a: kraniale Verdunklung; in b: kaudale Verdunklung; in c: kein Effekt. 4) Durchtrennung des Rückenmarks in a am lebenden Tier: totale Verdunklung; am postmortal aufgehellten Tier: Abkürzung der Zeit, die die Aufhellung anhält; Durchtrennung des Rückenmarks in b: kein Effekt; in c: kaudale Verdunklung.

Elektrische Reizversuche bestätigen die Resultate.

Es handelt sich bei diesen Dingen nicht etwa um eine Spezialität der Pfrillen. Bei der Forelle (Salmo fario L.), die in ihrer Organisation von jenen so verschieden ist, daß man sie in eine andere Unterordnung stellt, ist dasselbe zu beobachten. Der Uebertritt der Nervenfasern aus dem Rückenmark in den Sympathicus findet hier unter der Mitte der Rückenflosse, in der Gegend des 26. Wirbels statt. Denn es blieb ein Individuum, welchem ich an dieser Stelle, nachdem es sich postmortal aufgehellt hatte, die Wirbelsäule vollständig durchtrennte, sowohl vorn wie hinten hell [1]); der Schnitt war also zufällig am Punkt c des Pfrillenschemas geführt worden. Bei anderen toten Forellen konstatierte ich die Verdunklung des Kopfteiles nach Durchtrennung der Wirbelsäule unter dem Vorderende der Rückenflosse, des Schwanzteiles bei Durchtrennung unter ihrem Hinterende (vgl. Taf. 6, Fig. 3; die Photographie ist nach einem konservierten Exemplar aufgenommen, am frischen Tier tritt die Verfärbung noch schöner hervor).

Auf Grund der Tatsache, daß bei den lebenden Fischen das Gehirn über Kontraktion und Expansion der Pigmentzellen eine große Macht hat, schien es nicht aussichtslos, nach der Existenz und Lage besonderer Zentren für diese Funktion zu forschen. Ich suchte zunächst durch elektrische tetanische Reizung Aufklärung zu bekommen [2]). Um den Reiz auf möglichst eng begrenzte Hirnpartien zu beschränken, wurde unipolar gereizt: Nur eine Elektrode (aus Platindraht) wurde am Gehirn angelegt oder in dasselbe eingestochen, während die andere mit der nassen Unterlage, auf der der Fisch ruhte, in Verbindung war; es gingen also die Stromschleifen durch den ganzen Fischkörper und sammelten sich an dem Punkt, wo die Platinelektrode angesetzt war. Die Fische wurden während des Versuches durch einen im Mund befestigten Gummischlauch mit Atemwasser versorgt. Ich arbeitete erst an Pfrillen, bei denen die Kleinheit des Objekts ein erschwerender Umstand war, dann an Forellen [3]), die sich aber auch nicht als sehr geeignet erwiesen, da sie bei wiederholter Anwendung gleicher Reize das zweitemal schon bedeutend schwächer reagierten als das erstemal, also

---

1) Allerdings nicht rein; es traten nämlich unregelmäßige kleine dunkle Fleckchen auf, deren Ursache in verschiedenem gesucht werde könnte; am wahrscheinlichsten dünkt mir die Verletzung einiger Nervenfasern durch den Schnitt.

2) Diese Versuche wurden am k. k. physiologischen Institut ausgeführt.

3) Für deren kostenlose Ueberlassung sei auch hier der biologischen Station in Lunz bestens gedankt.

sich rasch abstumpften, und da verschiedene Individuen unter scheinbar gleichen Umständen auf gleiche Reize nicht gleich reagierten.

Das einzige, sowohl bei Pfrillen als bei Forellen durchaus konstante Resultat ist, daß Reizung des verlängerten Marks Aufhellung des ganzen Körpers zur Folge hat. Die Aufhellung pflegt — was nicht weiter zu verwundern ist — erst bei einer Reizintensität einzutreten, die auch eben genügt, um die Muskeln in Tetanus zu versetzen. Die Stelle, von der aus die Pigmentkontraktion ausgelöst wird, im Nachhirn genauer zu lokalisieren, gelang auf diesem Wege nicht, jedoch auf folgende Art: Ich habe schon oben erwähnt, daß bei den Pfrillen die Durchschneidung des Rückenmarks unmittelbar hinterm Kopf sofortige Verdunklung des ganzen Tieres nach sich zieht; es werden eben durch diese Operation die Pigmentzellen dem Einfluß des „Aufhellungszentrums" entzogen; nun suchte ich festzustellen, wie weit man den Schnitt nach vorne verlegen kann, ohne daß die Wirkung sich ändert. Um die Färbung richtig beurteilen zu können, ist es zweckmäßig, sich einen Vergleich zu schaffen, und zwar am selben Tier; um so mehr, als die Pfrillen — an solchen machte ich diese Experimente — zur Operation in feuchtes Filtrierpapier eingewickelt werden mußten; da kommt Druckwirkung und allerlei anderes in Betracht und es ist dann ohne Vergleich oft nicht zu entscheiden, ob der Fisch den Grad der Verdunklung erreicht hat, der bei völligem Wegfall des Nerveneinflusses eintritt. Ich durchtrennte deshalb gleich nach der Hirnoperation irgendwo den Sympathicus und paralysierte dadurch einen Teil des Körpers; nahm der übrige Körper die gleiche Dunkelheit an, so war die durch den Schnitt im Gehirn hervorgerufene Verdunklung als maximal zu betrachten. Nach der Operation legte ich die Fischchen wieder in Wasser; um das Gehirn vor diesem zu schützen, wurde das Schädeldach, das nur zurückgeschlagen worden war, zugeklappt und die Wunde mit sehr weichem Paraffin verschlossen; dieses haftet ganz gut, wenn man die Haut vom Knochen abgeschabt und den Knochen abgetrocknet hat.

Es ergab sich nun stets maximale Verdunklung des ganzen Körpers, wenn das Nachhirn an einer beliebigen Stelle bis nahe an sein vorderes Ende durchgetrennt wurde; war der Schnitt durch die Kuppe des Kleinhirns geführt (vgl. die nebenstehende Skizze *a*), so hatte das noch denselben Erfolg; war er aber zwischen Nachhirn und Mittelhirn (*b*) angebracht, oder weiter vorn im Mittelhirn selbst, so wurden die Fische oft sehr hell und blieben so etwa 10 Minuten (daß sie nach dieser Zeit dunkel wurden, war wohl eine Folge des eingetretenen Todes), oft auch nahmen sie eine mittlere oder sogar ziemlich dunkle Färbung an, stets aber hob sich

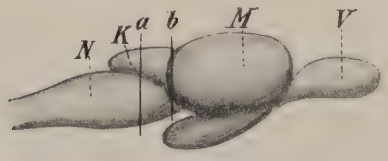



Fig. 3. *V* Vorderhirn, *M* Mittelhirn, *K* Kleinhirn, *N* Nachhirn.

wenigstens einige Minuten lang der paralysierte Körperteil deutlich durch seine dunklere Farbe ab. Auch konnten sie die Farbe noch wechseln, ich beobachtete wiederholt spontane Aufhellung. Die Entfernung des Kleinhirns änderte an der Sache nichts. Es deutet dies auf die Anwesenheit eines Zentrums für die Aufhellung am Vorderende des Nachhirns. Auch bei Forellen bewirkte Durchschneidung des Nachhirns unter der Kuppe des Kleinhirns maximale Verdunklung, nach Durchschneidung des Mittelhirns konnten sie hell werden.

Vom Mittelhirn aus konnte durch elektrische Reize weder bei Pfrillen noch bei Forellen ein konstanter Effekt erzielt werden. Dagegen gab Reizung des Vorderhirns bei Pfrillen konstant Verdunklung des ganzen Körpers; sie war nicht maximal, aber deutlich. Doch scheint das Vorderhirn selbst (daß der Reiz auf dieses allein beschränkt bleibt, kann ja bei seiner Kleinheit nicht angenommen werden) an dieser Wirkung unbeteiligt zu sein; wenigstens blieb Farbe und Farbwechsel bei einigen Pfrillen, denen ich es exstirpierte, länger als 2 Wochen, bis der Versuch abgebrochen wurde, ganz normal; sie vertrugen den Eingriff sehr gut, wenn der Schädel in der angegebenen Weise vor dem Wasser geschützt wurde; nur legten sie eine auffallende Schreckhaftigkeit an den Tag, indem sie bei bloßer Annäherung wie toll herumschossen.

Es fragte sich nun: Wird diese Verdunklung ausgelöst durch die Reizung einer vorderen Partie des Mittelhirns oder des Opticus, der ja in nächster Nähe verläuft, oder des N. Trigeminus? Ist es vielleicht eine Reaktion auf sensible Reize? Ich erhielt bei Pfrillen mehrmals auf Reizung des Opticus, intrakranial oder in der Augenhöhle, Verdunklung des Körpers; doch liegt hier alles zu nah beisammen und ich hoffte bei Forellen auf sicherere Befunde. Bei diesen stellte sich aber die Verdunklung bei Reizung der vorderen Hirnpartien nicht immer ein. Auch die Reizung beider Nervi optici hatte bei ihnen kein deutliches Resultat; es wurden bei diesem Versuch in einem Fall nach Exstirpation beider Augen, bei einem zweiten Tier nach Abtragen der Augenvorderteile und Herausschälen der Bulbi die Sehnerven beiderseits in den Augenhöhlen mit gleich starken Strömen gereizt. Auf beiderseitige Reizung des N. trigeminus, und zwar der Rami maxillares nach ihrem Eintritt in die Augenhöhle, reagierte eine Forelle bei oftmaliger Wiederholung stets mit Aufhellung des ganzen Körpers, bei einer andern war, trotz gleicher Versuchsanordnung, keine deutliche Wirkung zu erkennen. Es wäre wohl möglich, daß die Verdunklung, von der wir sprechen, von einer Partie des Mittelhirns, an seinem vorderen Ende, ausgelöst wird; vielleicht existiert dort ein Zentrum für die Verdunklung, dessen Wirksamkeit man sich offenbar so vorstellen müßte, daß es, in Erregung versetzt, die Tätigkeit des Aufhellungszentrums hemmt. Für diese Annahme spricht, daß häufig bei Pfrillen, denen das Gehirn zwischen Nachhirn und Mittelhirn durchgeschnitten wurde, starke

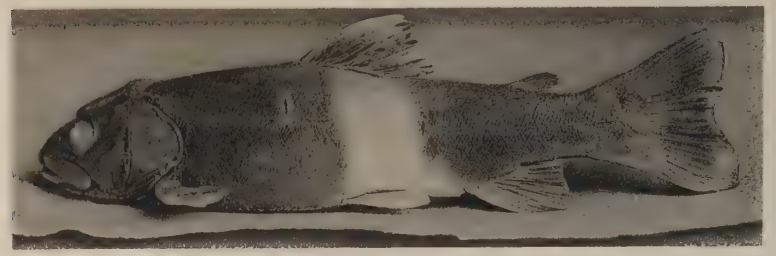
Aufhellung eintritt. Daß es sich dabei nicht um eine durch den Schnitt verursachte Reizerscheinung handelt, glaube ich daraus schließen zu dürfen, daß die Fische fast stets bewegungslos im Wasser ruhten; ich erinnere daran, daß, um Aufhellung vom Gehirn aus künstlich hervorzubringen, eine Reizstärke nötig ist, die auch die Bewegungszentren im Nachhirn in Erregung versetzt.

Jedenfalls bedürfen diese Fragen noch sehr einer Prüfung an geeigneterem Material. Sichergestellt scheint mir dagegen die Anwesenheit des Aufhellungszentrums am Vorderende des Nachhirns.

Auf die Literatur einzugehen, behalte ich mir für eine spätere Mitteilung vor. Nur eines möchte ich hier schon bemerken. In neuerer Zeit ist von GOLOVINE[1]) die Innervation der Pigmentzellen bestritten und auf Grund von Versuchen mit verschiedenen Toxinen die Behauptung aufgestellt worden, daß das Nervensystem auf die Chromatophoren ausschließlich durch Vermittlung des Gefäßsystems wirke; indem es in bestimmten Hautbezirken Aenderungen in der Zirkulation hervorrufe, veranlasse es eine lokale Intoxikation und infolgedessen Pigmentkontraktion. Diese Auffassung stimmt nicht zu den Tatsachen. Denn die Chromatophoren sind dem Nervensystem noch vollständig unterworfen, wenn die Zirkulation längst aufgehört hatte. Hätte GOLOVINE das einfache Experiment gemacht, einem Fisch das Herz zu exstirpieren und dann den Einfluß des Nervensystems zu prüfen, so hätte er die direkte Abhängigkeit der Pigmentzellen von diesem erkennen müssen.

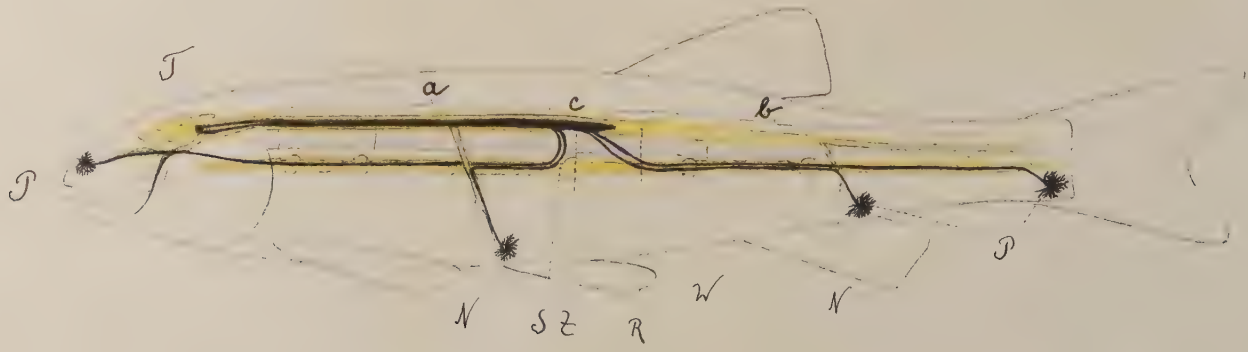
1) Études sur les cellules pigmentaires des vertébrés. Annales de l'Institut Pasteur, 21. Année, 1907, p. 858–881.

2



3

1




4

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 6.

Fig. 1. Photographie einer Pfrille (Phoxinus laevis), der unter der Rückenflosse die Wirbelsäule durchtrennt wurde. Infolge der Anämie hat sich nach einigen Stunden der von der Zirkulation abgeschnittene Körperteil maximal aufgehellt. (Der Vorderkörper ist maximal dunkel, weil der Fisch vor der Aufnahme getötet wurde; das Farbenverhältnis am lebenden Tier gibt Fig. 5 auf Taf. 7 wieder.)

Fig. 2. Einer Pfrille wurde an zwei Punkten, welche die Uebertrittsstelle der pigmentomotorischen Nervenfasern aus dem Rückenmark in den Sympaticus zwischen sich fassen, die Wirbelsäule (also auch Rückenmark und Sympathicus) durchtrennt. Die Photographie zeigt das Tier im Stadium der ersten postmortalen Aufhellung, welche von dem zwischen beiden Schnitten liegenden Teil des Rückenmarks ausgeht. Wegen der Sympathicusdurchtrennungen bleibt die Aufhellung auf die gürtelförmige Zone beschränkt. (Die natürlichen Farben sind aus der Fig. 7 auf Taf. 7 zu ersehen.)

Fig. 3. Dieselbe Operation an einer Forelle (Salmo fario). Konserviertes Exemplar.

Die vordere Grenze der Verfärbung liegt hinter dem Schnitt, offenbar weil die an der Schnittstelle den Sympathicus verlassenden Nervenfasern erst beträchtlich weiter hinten die Haut erreichen. Für den hinteren Schnitt gilt dasselbe, doch wird das Bild dadurch verändert, daß die Zerstörung der Nerven auf ihrem Wege zur Haut eine Verdunklung hinter der Wunde bewirkt.

Fig. 4. Schema des Verlaufs der Nerven, welche die Pigmentballung bewirken (bei der Pfrille). *W* Wirbelsäule, *R* Rückenmark, *S* Sympathicus, *N* Spinalnerven, *T* N. trigeminus, *P* Pigmentzellen, *Z* „Rückenmarkszentrum".

## Tafel 7.

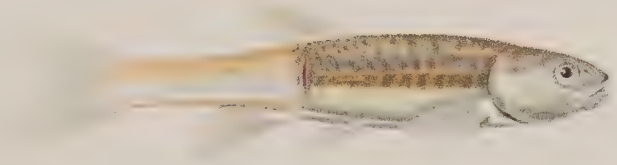
Fig. 5. Anämieaufhellung an der lebenden Pfrille. Der Vorderkörper ist normal gefärbt.

Fig. 6. Färbung einer lebenden Pfrille, der vor den Bauchflossen der Sympathicus durchtrennt wurde. Der Hinterkörper hat seine normale Färbung behalten, während der Vorderkörper maximal verdunkelt ist.

Fig. 7. Gürtelförmige postmortale Aufhellung an der Pfrille (vgl. Erklärung von Fig. 2).

Fig. 8. Pfrille, der der Sympathicus linkerseits vor der Bauchflosse durchtrennt wurde, von oben gesehen.

5.



6.

7.

8.

Frisch gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

III.

# Der Einfluß des Ganzen auf die Regeneration der Teile.

## Studien an Doppelplanarien.

Von

Paul Steinmann,
Basel.

Mit 15 Textfiguren.

# I. Teil. Untersuchungen über den Einfluß des Gesamtorganismus auf die Regeneration der Teile.

## Einleitung.

Eine der wichtigsten unter den vielen Fragen, welche die Regenerationserscheinungen an uns stellen, ist die nach den Faktoren, durch welche die Ausdifferenzierung des Regenerates besorgt wird. Die Antworten der einzelnen Regenerationsforscher lauten verschieden je nach dem Objekt, das für die Experimente verwandt wurde. Einige glauben, daß ausschließlich durch die von der Verletzung betroffenen Gewebeelemente die Quantität und Qualität des Regenerates bestimmt werde, nach anderen kommt es auf die angeschnittenen Organe, besonders auf das Nervensystem an. Bei mehreren Tieren ist jedoch festgestellt worden, daß ein differenzierender Einfluß auf das Regenerat von sämtlichen Geweben des Regeneranten ausgeht, eine Tatsache, die besonders klar hervortritt bei denjenigen Formen, welche durch Morphallaxis regenerieren. Eine solche Wirkung des Gesamtorganismus auf den Teil zeigt einige Aehnlichkeit mit den Einwirkungen des Ganzen auf die Ausbildung der Teile bei der Ontogenese. Wir wollen diesen Ursachenkomplex, der als eine Resultante aus den Wirkungen sämtlicher Zellen des regenerierenden Organismus auf das Regenerat aufzufassen wäre, als Gestaltungsprinzip bezeichnen, womit über seine Natur nichts Weiteres ausgesagt sein soll.

Wenn versucht werden soll, einen Ursachenkomplex wie dieses Gestaltungsprinzip zu analysieren, so genügt die Beobachtung der typischen Ersatzregeneration nicht. Wenn wir auch ermitteln können, wie die Regeneration vor sich geht, und in welcher Reihenfolge die Organe sich anlegen, so haben wir damit keinerlei Einsicht in die Faktoren des Geschehens erlangt. Ja, wir können in den meisten Fällen nicht einmal feststellen, ob die Zellen des Wundrandes oder der Gesamtorganismus die Regenerationsweise bestimmen. Hier hilft der Weg, der auch die ursächliche Analyse des Entwicklungsgeschehens ermöglicht: die Schaffung von atypischen Verhältnissen, das kausal analytische Experiment.

Wenn es gelingt, einen Zellkomplex gleichzeitig der differenzierenden Wirkung von zwei Gestaltungsprinzipien auszusetzen, so wird sich das in seinem Bau ausdrücken. Solche Bedingungen — zwei Gestaltungsprinzipien in einem Körper — treten immer dann ein, wenn durch eine entsprechende Schnittführung die Voraussetzungen für die Entstehung einer partiellen Doppelbildung gegeben sind.

Ein Beispiel mag zeigen, wie ich das aufgefaßt haben möchte: Wir spalten das Vorderende einer Planarie bis hinter den Pharynx und entfernen dann die eine der Spalthälften durch einen transversalen Schnitt (Fig. 8).

Das transversale Schnittende steht nun unter dem differenzierenden Einfluß der direkt hinter ihm gelegenen Partien, hat daher das Bestreben, einen nach vorn gerichteten Kopf zu erzeugen. Dies geschieht auch immer, wenn wir den transversalen Schnitt bis zum entgegengesetzten Rand weiterführen, also beide Spalthälften an ihrer Basis abschneiden, und zwar setzt die Kopfbildung bei den leicht regenerierenden Planarien um so energischer ein, je größer der Verlust, je weiter hinten die Operationsebene gelegen ist. Dieses Kopfbildungsprinzip geht ohne Zweifel von dem genannten, hinter der Wunde gelegenen Körperkomplex aus. Außerdem bleibt jedoch das Schnittende in Zusammenhang mit der stehengebliebenen Spalthälfte. Diese wird im Gegenteil die Kopfbildung in ihrer Schwanzgegend hemmend beeinflussen, dem Kopfbildungsprinzip also ein Schwanzbildungsprinzip entgegenstellen. Entzieht man das Schnittende diesem Einfluß, indem man im Schnittwinkel longitudinal weiterschneidet und somit den transversalen Schnittrand isoliert, so entsteht wirklich ein Kopf (MORGAN 7, vergl. p. 79). Dadurch nun, daß man die Schnittführung variiert, ändert man das gegenseitige Verhältnis der Komponenten. Das spricht sich klar in der Ausbildung des Regenerates aus. Geht z. B. der Einschnitt in der Längsachse des Tieres nur bis in die Gegend der Rüsselwurzel, so nimmt damit der Einfluß der Spalthälfte ab, der des Hinterendes zu. Die Folge davon ist, daß ein immer deutlicherer Kopf entsteht, je näher der transversale Schnittrand dem Vorderende liegt. Außerdem kann man bei gleichbleibender Operationshöhe die Tiefe des transversalen Schnittes variieren. Es entsteht dann ein um so deutlicherer Kopf, je tiefer dieser Einschnitt reichte, je mehr also der longitudinale Schnitt von der Mittellinie nach dem Rande verschoben wird.

Die Kopfbildungstendenz ist somit am transversalen Schnittrand um so größer, je weniger sich der hemmende Einfluß der Spalthälfte bemerkbar machen kann. Aehnliche, später zu besprechende Kombinationen ergeben sich bei anders gerichteten, Doppelbildung erzeugenden Schnittführungen.

Daß in diesen Fällen weder die Zellen des Schnittrandes, noch irgendwelche durch die Verletzung freigelegte Organsysteme bestimmend wirken können, soll später genau erörtert werden. Das angeführte Beispiel soll nur die Methode

erläutern, durch welche die Wirkungsweise des Gestaltungsprinzipes auf das Regenerat ermittelt werden kann.

Meine Darlegungen gliedern sich naturgemäß in drei Abschnitte:

1) Einfluß des Gesamtregeneranten auf den Umfang des Regenerationsgeschehens.

2) Einfluß des Gesamtregeneranten auf den Charakter des Regenerates.

3) Einfluß des Gesamtregeneranten auf die Symmetrieverhältnisse des Regenerates.

## Vorbemerkungen.

Als Objekte dienten mir für die meisten meiner Versuche reife und unreife Exemplare von *Planaria gonocephala* DUGÈS, die ich zum Teil im Rhein und seinen Zuflüssen bei Basel, zum Teil in einem Bach bei Bottmingen sammelte. Einige besonders große und geschlechtlich voll differenzierte Exemplare erhielt ich durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. M. OETTLI in Glarisegg. Außerdem führte ich gelegentliche Kontrollexperimente an *Planaria lugubris* O. SCH. und *Polycelis nigra* EHRENB. der Umgebung Basels aus. Für einige spezielle Fragen benutzte ich endlich *Planaria alpina* (DANA), die ich jeweils aus dem Jura (Mariastein) bezog und eine neue Triclade, *Polycladodes alba,* aus Basels Umgebung, die ich demnächst an anderer Stelle beschreiben werde.

Die Operation wurde in folgender Weise vorgenommen: Auf eine Glasplatte legte ich ein mit frischem Wasser getränktes Stück Filtrierpapier und entfernte die dazwischen liegende Luft durch Streichen. Die auf diese Unterlage gebrachten Planarien kontrahieren sich zunächst und machen dann Kriechversuche. Sie sind jedoch nicht imstande, sich vom Ort zu bewegen. Nun wird mit Hilfe der Lupe ein feines Skalpell an der gewünschten Stelle eingestochen und der Schnitt von innen nach dem Rande hin geführt. Nach der Operation werden die Tiere sofort in frisches Wasser gebracht. Auf eine wiederholte Auseinanderziehung der Wundränder verzichtete ich in der Regel, weil dadurch häufige Polaritätsstörungen und überzählige Bildungen (vergl. VAN DUYNE, 4) hervorgerufen werden.

Um das Zuwachsen der Wunde zu verhindern, brachte ich die Planarien in ein belichtetes Glas mit konstanter Wasserströmung. Trotzdem vereinigten sich die Wundränder in vielen Fällen. Derartige Exemplare wurden von der Betrachtung ausgeschlossen. Verwuchsen die Schnittflächen nur teilweise, so wurde angenommen, der Schnitt habe sich nur bis zur Verwachsungsstelle erstreckt. Meine Versuche ergaben, daß ein solcher Schluß in praxi zulässig ist. Uebrigens war die Neigung, die Schnittränder nachträglich wieder zu vereinigen, bei ver-

schiedenen Arten verschieden stark, bei *Planaria alpina* am stärksten, bei *Planaria gonocephala* am schwächsten.

Als Kulturgläser dienten weithalsige Flaschen mit ausgehöhlten Korkpfropfen, deren innere Oeffnung mit MÜLLERscher Gaze abgeschlossen wurde. Die Flaschen setzte ich entweder direkt unter eine Brunnenwasserröhre oder brachte mehrere Zuchtgefäße in ein gemeinsames Gefäß und setzte sie so dem Strahl des Brunnenwassers aus. Die Temperatur betrug sehr konstant 11—12° C.

Von Zeit zu Zeit wurden die Regeneranten untersucht und skizziert, später mit Sublimat-Salpetersäure konserviert und als Totalpräparate montiert oder geschnitten.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, den Herren W. FEHLMANN und P. CHAPUIS, die mir bei meinen Untersuchungen behilflich waren, an dieser Stelle bestens zu danken. Der Letztgenannte führte auf meine Veranlassung mehrere Versuche selbständig aus und gestattete mir, seine Resultate mit den meinigen zu verwerten.

## I. Einfluß des Gesamtregeneranten auf den Umfang des Regenerationsgeschehens, somit auf die Größe des Regenerates.

Welche Faktoren bedingen die Größe des Regenerates? Es können in Betracht kommen:

1) Die Größe der Wunde, d. h. die Zahl der verletzten Zellen.

Es ließe sich denken, daß das Regenerationsgeschehen um so umfangreicher wäre, je mehr Zellen durch den Schnitt getroffen sind.

2) Die Natur des Schnittrandes, die Art und Verteilung der in der Schnittfläche freiliegenden Organe, speziell die angeschnittenen Darmäste und Nerven.

3) Der Einfluß des Gesamtorganismus, das „Gestaltungsprinzip".

Unsere Aufgabe ist, zunächst zu zeigen, daß von diesen drei Faktoren die beiden ersten gar keine oder eine sehr untergeordnete Rolle spielen.

Da die drei Ursachen nicht selbständig, sondern zum Teil ursächlich verknüpft sind, gestaltet sich die Elimination dieser zwei Teilursachen schwierig.

No. 1 ist ausgeschaltet, wenn es sich nachweisen läßt, daß gleich große Einschnitte unter Umständen verschieden großes Regenerationsgeschehen zur Folge haben.

No. 2 fällt außer Betracht, wenn man zu zeigen vermag, daß gleich große, in der gleichen Körperregion gelegene Schnittränder unter Umständen verschieden große Regenerationspotenz haben.

## I. Versuchsreihe.

Objekt: *Planaria gonocephala*, erwachsen.

Schnittführung: Zwei parallele, seitliche, dicht hintereinander gelegene, zur Symmetrieachse senkrechte Einschnitte vom Rand bis zur Körpermitte (Fig. 1, 2, 3).

Versuch 1: Durch einen derartigen Einschnitt wird die Rüsselwurzel getroffen. 10 Exemplare (Fig. 1).

Regenerationsdauer 7 Tage (spätere Versuche 14—20 Tage).

Resultat: Das vordere Schnittende (nach hinten gerichtet) regeneriert einen Schwanz; das hintere (nach vorn gerichtet) einen Kopf, beide Regenerate sind ungefähr gleich umfangreich (Fig. 1 a).

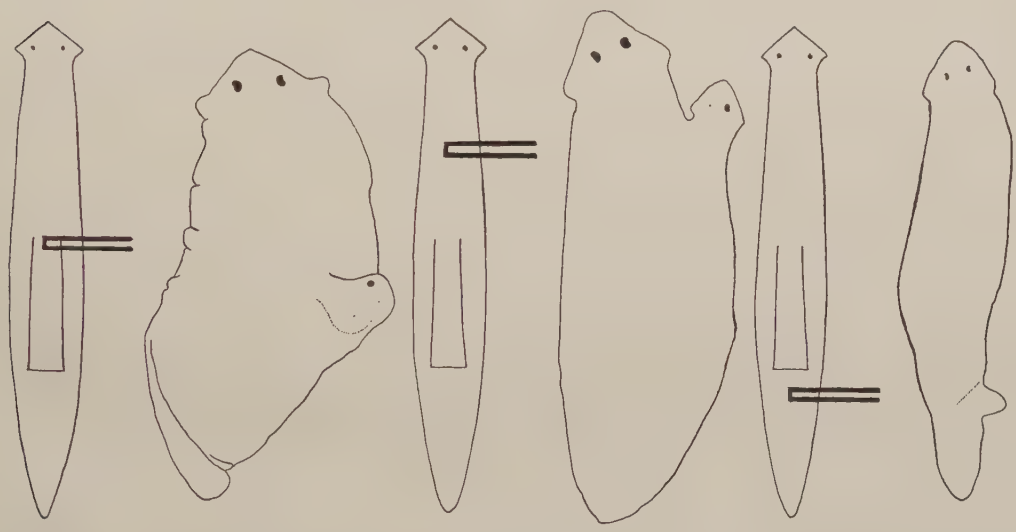


Fig. 1. Fig. 1 a. Fig. 2. Fig. 2 a. Fig. 3. Fig. 3 a.

Versuch 2: Schnitt vor dem Rüssel (10 Exemplare, Fig. 1).

Regenerationsdauer: wie oben.

Resultat: Vorderes Schnittende zeigt anfangs undefinierbare Wucherungen und verschmilzt später mit dem Regenerat des hinteren. Letzteres ist ein großer, wohlgebildeter Kopf (Fig. 2 a).

Versuch 3: Schnitt hinter dem Rüssel (10 Exemplare, Fig. 3).

Regenerationsdauer: wie oben.

Resultat: Das vordere Schnittende bildet einen Schwanz, das hintere verwächst mit dem Regenerat (Fig. 3 a).

Bemerkungen: Die seitlichen Doppelbildungen neigen später, wie mir mehrere Kontrollversuche zeigten, mehr und mehr zur Rückbildung. Die Schnittränder müssen besonders in den ersten Tagen an Verwachsung verhindert werden. In einem Fall wurde Autotomie beobachtet.

Interpretation: Die Versuche 2 und 3 zeigen zunächst, jeder für sich betrachtet, daß die Regenerationspotenz von zwei gleich großen, sehr nahe beieinanderliegenden und daher in ihrem Charakter ähnlichen, d. h. dieselben Gewebeelemente enthaltenden Wunden trotzdem verschieden ist. Daher dürfen wir den Schluß ziehen, daß die Größe der Wunde und der Charakter des Schnittendes auf den Umfang des Regenerationsgeschehens keinen Einfluß haben.

Da sich nun in unserer ersten Versuchsreihe der Anteil jedes der beiden Schnittenden an der Bildung des Regenerates nicht völlig klar feststellen ließ, suchte ich durch eine weitere Reihe von Experimenten festzustellen, wie sich eine isolierte transversale Schnittfläche verhält.

## II. Versuchsreihe.

Objekt: *Planaria gonocephala.*

Durch einen longitudinalen und einen transversalen Schnitt wurde ein dreieckiges Stück aus dem Planarienkörper entfernt (Fig. 4—9). Dabei war in Betracht zu ziehen, daß z. B. in Fig. 4 das halbe Hinterende seinerseits das Bestreben hat, sich durch seitliche Regeneration zu ergänzen, so daß das Regenerat durch die differenzierende Wirkung einer Resultante zustande kam, d. h. einer Kombination von zwei Gestaltungsprinzipien: Die eine Komponente ging aus vom queren Schnittende, war also kraniokaudal und tendierte nach der Bildung eines Schwanzes, die andere entsprang dem longitudinalen Schnittende, war somit lateral oder zentromarginal und zeigte das Bestreben, eine symmetrische Schwanzhälfte entstehen zu lassen.

Es fragt sich nun, ob sich die vom queren Schnittrand ausgehende kraniokaudale Komponente der zentromarginalen gegenüber Geltung verschaffen kann. Aehnliche Probleme haben auch schon MORGAN beschäftigt (7, p. 79). Bei *Planaria lugubris* scheint die laterale Komponente vorzuherrschen. Da MORGAN das Verhältnis der beiden nicht variiert, kann nicht entschieden werden, ob es sich hier um einen prinzipiellen Unterschied zwischen den beiden Planarienformen handelt.

Meine Versuche ergaben sehr verschiedene und wenig klare Resultate. Ich mache dafür die Schwierigkeiten des Experimentes verantwortlich. Schon ganz geringe Abweichungen in der Schnittführung, wie sie in der Praxis unvermeidlich

sind, müssen zu ganz bedeutenden Differenzen in den Resultaten führen. Trotz vielfacher Unbestimmtheit haben unsere Versuchsreihen einigen Wert als Ergänzung der drei ersten Experimente.

Schnittführung: Ein querer, bis zur Medianlinie reichender Einschnitt und ein medianer, im Schnittwinkel des Quereinschnittes ansetzender, bis zum Körperende reichender Längsschnitt entfernen ein dreieckiges Stück (Fig. 4, 5, 6).

### A. Längsschnitt vom Schnittwinkel bis zur Schwanzspitze (Fig. 4—6).

Versuch 4: Der quere Einschnitt trifft die Rüsselwurzel (10 Exempl., Fig. 4).

Regenerationsdauer: 15 Tage.

Resultat: In den meisten Fällen zentro-marginale Komponente vorherrschend. Während jedoch bei der einfachen, seitlichen Regeneration das fehlende Stück ohne weiteres ergänzt wird, erscheint hier die Schwanzspitze doppelt (Fig. 4a). sogar dreifach (Fig. 4c). Eine selbständige Wucherung vom queren Schnittende aus war in einem einzigen Falle zu beobachten (Fig. 4b). Wahrscheinlich hat diese Bildung ihren Grund in einem zu tiefen, queren Einschnitt. Die Planarien Fig. 4b und 4c enthielten je zwei Rüssel.

Fig. 4.

Fig. 4a.

Fig. 4b.

Fig. 4c.

Versuch 5: Querer Einschnitt präpharyngeal (10 Exempl., Fig. 5).

Regenerationsdauer: 15 Tage.

Resultat: Das fehlende Dreieck ergänzt sich ähnlich wie im vorigen Versuch. Auch hier ist die Schwanzspitze doppelt, jedoch meist nicht so deutlich. (Fig. 5a.)

Versuch 6: Querer Einschnitt postpharyngeal (10 Exempl., Fig. 6).
Regenerationsdauer: Wie oben.
Resultat: Wie oben, jedoch deutlicher Doppelschwanz (Fig. 6a).

Interpretation: Da die einfache seitliche Regeneration längsgespaltener Hälften einen einheitlichen Schwanz ergibt, so darf das konstante Auftreten zweier Schwänze bei meinen Versuchstieren als ein Ausdruck der Wirksamkeit der vom queren Schnittende ausgehenden kraniokaudalen Komponente aufgefaßt werden. Es ist auch sicher kein Zufall, daß dieser zweite Schwanz umso deutlicher auftritt, je mehr das Querende dem Schwanz genähert ist, somit am stärksten ausgeprägt in Versuch 6, am schwächsten in Versuch 5.

Fig. 5.

Fig. 5a.

Fig. 6.

Fig. 6a.

Man darf wohl aus dieser Tatsache schließen, daß die Regenerationspotenz von einem nach hinten gerichteten queren Schnittende aus um so größer ist, je mehr dasselbe dem Schwanzende genähert ist. Auffällig erscheint, daß sich die Wirkung dieses Faktors in der Regel nicht an Ort und Stelle, sondern erst in einiger Distanz geltend macht.

## B. Längsschnitt vom Schnittwinkel zur Kopfspitze (Fig. 7—9).

Ganz andere und völlig unerwartete Resultate ergaben die Versuche der Regeneration der Kopfhälfte. Die das Regenerat bestimmende Resultante setzt sich in diesem Fall zusammen aus einer vom queren Schnittende ausgehenden kaudokranialen und aus einer lateralen oder zentromarginalen vom longitudinalen Schnittrand ausgehenden Komponente.

Versuch 7: Querer Einschnitt trifft die Rüsselwurzel (Fig. 7).
Regenerationsdauer: Wie oben.
Resultat: Die Kopfhälfte ergänzt sich. Der quere Schnittrand bildet an

Ort und Stelle ein schwer definierbares Regenerat, das jedoch im ganzen Kopfcharakter hat (Fig. 7 a).

Versuch 8: Querer Einschnitt postpharyngeal (Fig. 8).

Regenerationsdauer: Wie oben.

Resultat: Die Kopfhälfte ergänzt sich. Vom transversalen Schnittrand entsteht ein kleiner, seitwärts gerichteter Schwanz (Fig. 8 a).

Versuch 9: Querer Einschnitt präpharyngeal (Fig. 9).

Regenerationsdauer: Wie oben.

Resultat: Entweder: Vom queren Schnittrande aus bildet sich ein deutlicher, selbständiger Kopf, die fehlende Hälfte ergänzt sich durch seitliche Regeneration (Fig. 9).

Fig. 7.

Fig. 7 a.

Fig. 8.

Fig. 8 a.

Oder: Die fehlende Kopfhälfte ergänzt sich durch seitliche Regeneration unter Beteiligung des queren Schnittrandes, der seinerseits auf selbständige Regeneration verzichtet. Ohne Zweifel liegt jedem Modus eine bestimmte Schnittführung zugrunde, ohne daß ich bis jetzt die Verschiedenheit angeben könnte (Fig. 9 b).

Interpretation: Die Versuche 7—9 zeigen, daß das quere Schnittende ein um so größeres Regenerationsbestreben zeigt, je mehr es dem Vorderende genähert ist. Bemerkenswert ist, daß sich hier die kaudokraniale Komponente gleich an Ort und Stelle Geltung verschafft im Gegensatz zu der kraniokaudalen in den Versuchen 4—6.

Fig. 9.

Fig. 9 a.

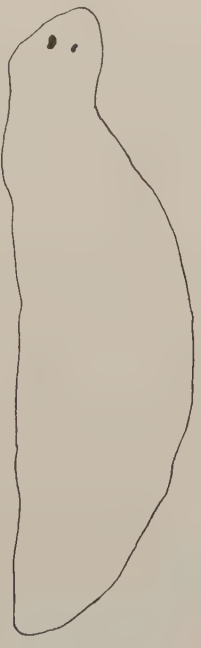


Fig. 9 b.

**Schlußfolgerungen:** Betrachten wir noch einmal unsern zweiten Versuch, so können wir uns fragen: Warum entsteht hier von dem nach vorn gerichteten Schnittende aus ein deutlicher, großer Kopf, während das ebenso große und die gleichen Organe enthaltende, nach hinten gerichtete Schnittende nicht oder nur sehr wenig an der Regeneration beteiligt ist?

Offenbar ist hier der Umstand schuld, daß das eine Schnittende zu einem Vorder-, das andere zu einem Hinterteil gehört.

Haben nun alle nach vorn gerichteten Schnittenden größeres Regenerationsbestreben, als die nach hinten gerichteten? Versuch 1 stellt den Fall dar, in welchem die Regenerate beider Wundflächen gleich groß sind und in Versuch 3 a überwiegt sogar die Regenerationspotenz des nach hinten gerichteten Schnittendes.

Somit kommt es bei der Bestimmung der Größe eines Regenerates nicht auf den Charakter des dem Schnittende anliegenden Regeneranten — ob Vorder- oder Hinterende — an. Dagegen scheint es, daß die Größe des die Regeneration besorgenden Stückes der gesuchte Faktor ist, indem ein längeres Vorderende eine intensivere Regeneration, ein größeres Regenerat bedingt, als ein kürzeres (vergl. Fig. 2 und 3). Genau die gleichen Folgerungen ergeben sich aus den Versuchen 3—9.

Somit dürfte man schließen:

Je größer der Regenerant, um so intensiver das Regenerationsgeschehen.

Dieser Schluß stimmt nun aber nicht im geringsten mit den Resultaten einer großen Zahl früherer Versuche überein. Die Regenerationsenergie ist nämlich bei geringen Verletzungen sehr unbedeutend und nimmt zu, je größer das entfernte Stück, je kleiner somit der Regenerant ist. Ein abgeschnittener Kopf zeigt ein viel energischeres und länger dauerndes Regenerationsgeschehen als der dazugehörige Rumpf. Aehnliches gilt, wenigstens bei den gut regenerierenden Spezies, für den Schwanz. Es müßte daher ein transversales nach vorn gerichtetes Schnittende (vergl. Fig. 4) ein um so intensiveres Kopfbildungsbestreben zeigen, je mehr es dem Schwanzende genähert wäre. Statt dessen trifft jedoch genau das Umgekehrte zu.

Es fragt sich, ob für die allmähliche Beschränkung der Kopfbildungspotenz gegen das Schwanzende hin andere Faktoren in Frage kommen können.

Offenbar liefert ein transversales, nach vorn gerichtetes, vom Rand zur Mitte sich erstreckendes Schnittende ein Regenerat, das nicht nur unter dem Einfluß der hinter ihm gelegenen Gewebepartien, sondern auch unter der differenzierenden Einwirkung des übrigen Körpers inklusive des Vorderendes steht. Es kombinieren sich also zwei Gestaltungsprinzipien. Das Vorderende seinerseits wird zu verhindern bestrebt sein, daß in seiner Schwanzgegend ein Kopf entsteht. Dieser

Einfluß wird sich als Hemmung der Kopfbildung bemerkbar machen. Das Regenerat muß daher um so größer werden, je mehr sich der hintere, Kopfregeneration anstrebende Bezirk dem Vorderende gegenüber geltend machen kann, d. h. je weiter vorn der Schnitt liegt[1]).

Ich halte diese Erklärung für die einzig mögliche und glaube daher aus meinen Versuchen schließen zu dürfen:

Die Größe eines Regenerates wird weder durch die Größe der Verletzung, noch durch die im Schnittende vorhandenen Organe, noch durch die der Wunde direkt zugehörenden Teile des Regeneranten, sondern durch den Gesamtorganismus bestimmt.

## II. Qualitative Beeinflussung des Regenerates durch den Regeneranten.

Fragestellung: Steht der Entscheid darüber, ob ein Regenerat ein Schwanz oder ein Kopf wird, dem Gesamtorganismus oder den im Schnittende vorhandenen Organen zu?

In der Versuchsreihe II Fig. 8 hat ein Versuch bereits ein Resultat ergeben, das sich für unsere Frage verwerten läßt. An einem nach vorn gerichteten, transversalen Schnittende hat sich ein Schwanz statt eines Kopfes entwickelt. Die einfachste Deutung dieses Falles wäre die, daß die sehr lange Spalthälfte das Regenerat, das unter dem Einfluß des kurzen Hinterendes ein Kopf hätte werden sollen, so stark modifizierte, daß es Schwanzcharakter bekam.

Allerdings wäre auch daran zu denken, ob nicht die Schwanzbildung in dieser Gegend durch heteromorphische Regeneration vom Schwanz aus zustande gekommen sein könnte. In dieser Weise habe ich früher das sehr häufige Auftreten von Doppelschwänzen bei *Planaria teratophila* zu erklären versucht (9, p. 168, Textfig. 2). Aehnlich haben wir wohl auch die überzähligen Schwänze in den Figuren 4b und 4c zu erklären.

---

1) Man könnte hier einwenden, daß das erhöhte Kopfbildungsbestreben an Schnittenden der vorderen Körpergegend sowie die intensivere Schwanzbildungstendenz an Wundrändern des Schwanzendes auf verschiedener Potenz dieser Körpergegenden infolge von stofflicher Verschiedenheit beruhe. Durch Versuche Childs und Morgans an Querabschnitten verschiedener Regionen ist jedoch dargetan worden, daß in Stücken der vorderen Region das Schwanzbildungsbestreben, in solchen der hinteren das Kopfbildungsbestreben vorherrscht. Ich habe diese Versuche auch an meinen Objekten *Planaria alpina* und *Planaria gonocephala* nachgeprüft und bin zu denselben Resultaten gekommen: An Querabschnitten der vorderen Hälfte entsteht ein großer Schwanz und ein kleiner Kopf, an solchen der hinteren ein kleiner Schwanz und ein großer Kopf.

## VI. Versuchsreihe.

Ein zur Achse des Hinterendes einer Doppelkopfplanarie senkrechter Schnitt entfernt den einen der Doppelköpfe nächst der Vereinigungsstelle.

Versuch 10. Objekt: Eine Doppelplanarie mit langem Hinterende und kleinen Doppelköpfen (Fig. 11 e).

Resultat: Der Kopf wird in seinen früheren Proportionen wieder hergestellt.

Bemerkung: Wurden beide Köpfe entfernt, ohne daß eine einheitliche Schnittfläche entstand, so wuchen beide nach.

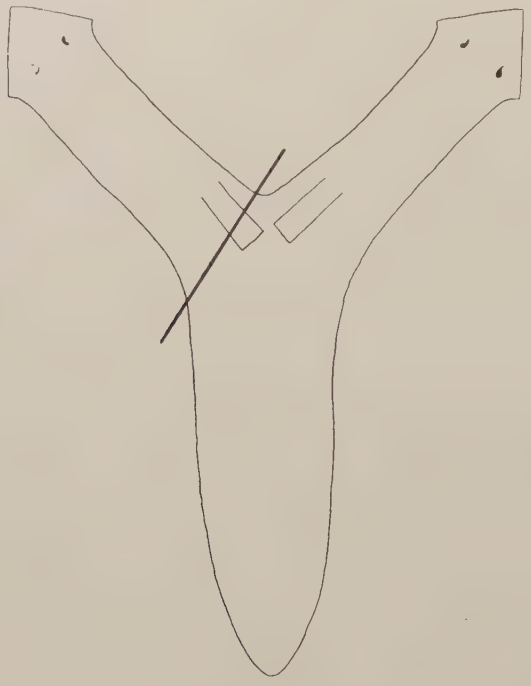


Fig. 10.

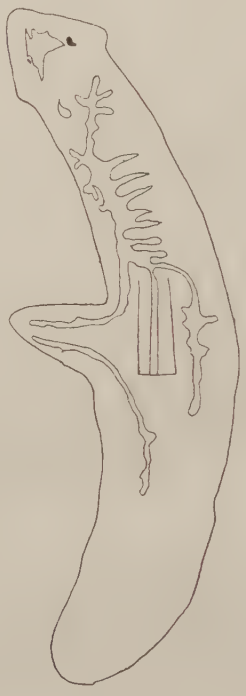


Fig. 10a.

Versuch 11. Objekt: Eine Doppelplanarie, erzeugt durch einen bis zur Rüsselmitte sich erstreckenden Spaltschnitt (Fig. 10).

Resultat: An Stelle des weggeschnittenen Kopfes entsteht ein deutlicher Schwanz (Fig. 10a).

Interpretation: Der Schwanz in Fig. 10a ist an einer nach vorn gerichteten Schnittfläche entstanden und zwar in einer Region, wo polare Heteromorphosen ausgeschlossen sind. Rekonstruktion aus Schnittserien zeigt, daß sowohl der Darm als das Nervensystem das Regenerat unzweifelhaft als Schwanz charakteri-

sieren. Zudem zeigt sich an ihm eine mit der Rüsselhöhle des Hauptstückes kommunizierende Röhre, die ventral auf der Mittellinie nach außen mündet, ohne Zweifel der Rüsseltascheneingang.

Auch hier sind es zwei Organisationsprinzipien, durch deren gemeinsame Wirkung die Regeneration zustande kommt. Die vom Vorderende ausgehende Komponente erweist sich aber viel stärker, als die vom Hinterende ausgehende und daher wird das Regenerat, das den weggeschnittenen Kopf ergänzt, mit Schwanzcharakteren ausgestattet.

Der Versuch 10 kann auf Versuch 7 zurückgeführt werden. Während jedoch in letzterem die vordere Spalthälfte sich selbst ergänzen muß, bewirkt das transversale Schnittende Kopfbildung (vergl. auch 3 a). In Versuch 11 dagegen beschränkt sich die Regeneration auf das transversale Schnittende, die Spalthälfte hat sich bereits ergänzt und differenziert nun ihrerseits das Regenerat, so daß es zum Schwanz wird.

Im Versuch 10 war die schwanzbildende Komponente zu schwach, sie wächst mit zunehmender Größe des stehengebliebenen Kopfes, d. h. sie ist um so größer, je tiefer der ursprüngliche Spaltschnitt reichte.

Schluß: Ueber die Natur des Regenerates, ob Kopf oder Schwanz, entscheidet weder die Beschaffenheit des Schnittrandes, noch die direkt anliegenden Gewebepartien, sondern der Gesamtorganismus.

Ich darf wohl an dieser Stelle auf die in ähnlicher Weise zu deutenden, im Archiv für Entwicklungsmechanik 1910 publizierten Versuche und die daraus gezogenen Schlüsse hinweisen.

## III. Bestimmung der Symmetrieverhältnisse des Regenerates durch den Regeneranten.

Eine Merkwürdigkeit der partiellen Doppelbildung ist die Asymmetrie der doppelten Teile. Ich habe auf diese Erscheinung schon bei verschiedenen Gelegenheiten hingewiesen (10, 11, 12) und schon früher darauf aufmerksam gemacht, daß es sich hier um eine Beeinflussung durch das gemeinschaftliche Stück handeln dürfte. Nachdem ich unterdessen verschiedene Versuche zur Lösung dieser Frage ausgeführt habe, bin ich mehr und mehr zur Ueberzeugung gelangt, daß die Asymmetrie wirklich in der Anwesenheit der gemeinsamen Körperpartien begründet ist, und daß sie mit der Selbständigkeit der doppelten Teile abnimmt.

Ich greife aus einer größeren Zahl hierher gehöriger Fälle einige besonders charakteristische heraus.

Versuch 12. Schnittführung: Ein in der Symmetrieachse verlaufender Längsschnitt trennt das Vorderende in zwei Spalthälften. Einschnitte von verschiedener Tiefe (Fig. 11 a—e). Objekt: *Planaria gonocephala*, erwachsen.

Resultat: Die Spalthälften ergänzen sich, bleiben jedoch unsymmetrisch. Dies gibt sich besonders an der verschiedenen Größe der alten und neuen Augen zu erkennen (Fig. 11 a—e). Sämtliche Exemplare sind gleichalterig. Je tiefer der Einschnitt, um so mehr verwischt sich der Größenunterschied.

Bemerkung: Daß die Ungleichheit der beiden Augen nicht darauf beruhte, daß da neue noch weniger weit entwickelt war als das alte, zeigte mir folgendes Ergänzungsexperiment.

Einem Exemplar einer Doppelplanarie (Fig. 11 e) wurde der eine Kopf nahe an der Verzweigungsstelle abgeschnitten. Er wuchs nach (vergl. Versuch 10) und die Verschiedenheit in der Größe der Augen stellte sich in charakteristischer Weise wieder her.

Fig. 11 a.

Fig. 11 b.

Fig. 11 c.

Fig. 11 d.

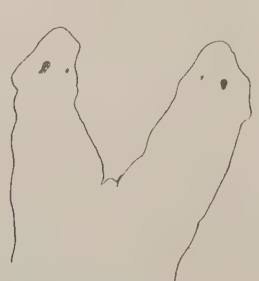


Fig. 11 e.

Interpretation: Da jede Spalthälfte durch seitliche Regeneration sich zu ergänzen bestrebt ist, muß wohl das Zurückbleiben der neugebildeten, inneren Seite auf eine hemmende Einwirkung des Hinterendes zurückgeführt werden. Die Beobachtung, daß die Asymmetrie sich um so stärker ausprägt, je größer das gemeinsame Stück im Vergleich zu den doppelten Teilen ist, macht diesen Schluß noch wahrscheinlicher. Wir haben wohl auch hier eine organisatorische Resultante. Die eine Komponente ist gleich dem Bestreben, einen vollen Ersatz für das Verlorene zu bieten und geht von der Spalthälfte aus. Die andere Komponente wird durch das Hinterende aktiviert und entspricht dem Bestreben, außer den zwei vorhandenen keine neuen Augen entstehen zu lassen. Daraus resultiert eine Verschiedenheit zwischen altem und neuem Auge, die von dem Verhältnis der beiden Komponenten abhängig ist.

Versuch 13. Schnittführung wie in Versuch 1.

Erzeugung von zwei queren, dicht hintereinander liegenden, bis zur Mitte reichenden Schnitträndern. Objekt: *Planaria gonocephala*, erwachsen. Regenerationsdauer: 14 Tage.

Resultat: Die seitlichen „Knospenköpfe" zeigen dieselben charakteristischen Größenunterschiede der Augen, das äußere ist entweder allein entwickelt (Fig. 1 a) oder doch beträchtlich größer (Fig. 2 a).

Interpretation: Der nach vorn gerichtete Schnittrand ist vom Gesamtorganismus in den entfernteren Partien unabhängiger als in der Gegend des Schnittwinkels. Auch hier ist wohl eine Resultante wirksam. Die eine Komponente ist bestrebt, einen symmetrischen Kopf zu bilden und geht aus vom Hinterende, die andere vom Vorderende ausgehende tendiert dahin, die Kopfbildung zu hintertreiben. Dies gelingt ihr um so besser, je größer das Vorderende im Vergleich zum Hinterende ist (vergl. Fig. 1 a und 2 a). Es gelingt ihr außerdem an ein und demselben Schnittrand in den proximalen Partien besser als in den distalen. Daraus resultiert entweder Einäugigkeit, Fig. 1 a, oder Ungleichäugigkeit, Fig. 2 a (vergl. auch Fig. 15 a und 15 c).

Versuch 14. Schnittführung: Längsschnitt in der Symmetrieebene, spaltet zwei Vorderhälften.

Objekt: *Planaria gonocephala, Polycelis nigra.*

Regenerationsdauer: wie oben.

Die Rüssel liegen, wie ich schon früher (s. oben) gezeigt habe, nicht median auf der Achse der Vorderenden, sondern werden nach innen verschoben. Zudem ist auch der vordere Darmast nach innen verlegt. Die neugebildete Hälfte erreicht an Größe die alte nicht (Fig. 12).

Man könnte einwenden, die Symmetrie der Vorderenden hätte sich später doch noch hergestellt. Ich gebe diese Möglichkeit zu, doch glaube ich, daß ein solcher Vorgang nachträglicher Wiederherstellung des Gleichgewichts unter die Kategorie der Regulationserscheinungen gehört, wie sie vorliegen, wenn ein überzähliger Schwanz oder eine seitliche Knospe resorbiert werden oder aus einem Doppelkopf im Lauf der Zeit ein einheitlicher gemacht wird (vergl. BARDEEN, 1). Uebrigens habe ich an meinen vielen Doppelplanarien, die ich teilweise sehr lange lebend erhielt, niemals ein Eintreten völliger Symmetrie beobachtet. Der Unterschied der Augen gleicht sich mit der Zeit annähernd aus. Der Rüssel liegt aber niemals in der Achse der Vorderteile und ebenso bleibt der Darmast verschoben. Daß das Regenerat nicht die Größe der regenerierenden Spalthälfte erreichen kann, ist ersichtlich aus der schon von MORGAN festgestellten Tatsache, daß die Doppelköpfe niemals die volle Größe erreichen, daß sie im Gegenteil nur

etwa halb so groß sind als ein normaler Kopf, wenn der Einschnitt nicht tief geht, und um so größer werden, je mehr sich der Spaltschnitt dem Hinterende nähert.

Hierher gehören auch einige weitere Experimente und Beobachtungen. Fig. 13 stellt einen Flächenschnitt durch den Doppelschwanz von *Planaria teratophila* STEINMANN dar. Es handelt sich um einen Zufallsfund im Freien. Auch hier erscheint der Kopulationsapparat (*c*) nicht median, sondern nach innen verschoben, ganz ähnlich wie bei den Rüsselversuchen. Fig. 14 zeigt einen parallelen Fall bei der marinen *Procerodes (Gunda) segmentata.* Dabei möchte ich speziell auf die charakteristische Lage der Hoden (*h*) hinweisen. Noch wichtiger als diese Verschiebung des Kopulationsapparates scheinen mir mehrfach beobachtete Rüsselverschiebungen an vollkommen neugebildeten Vorderenden, sogenannten seitlichen Knospen (vergl. Versuch 1). Aus Fig. 15 a wird es ohne weiteres klar, daß die Lage des kleinen Rüssels *r* nicht ausschließlich durch das Regenerat bestimmt wird, sonst würde dieses Gebilde auf der Achse des Knospentieres liegen. Der Einfluß des Gesamtregeneranten macht sich hier in einer Verschiebung des Pharynx geltend, wie er an demselben Objekt auch die Entwicklung des inneren Auges hemmt. Parallele Fälle sind in den Figuren 15 b und 15 c abgebildet. Die entsprechenden Schnittführungen sind aus Fig. 15 ersichtlich.

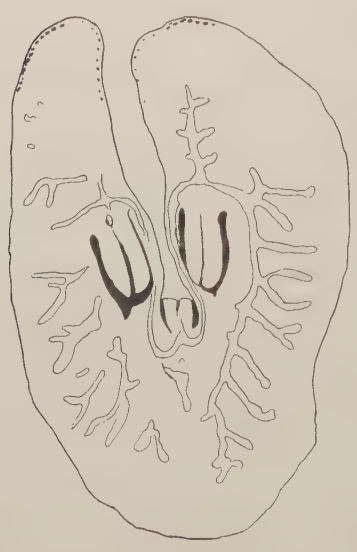


Fig. 12.

Fig. 13.

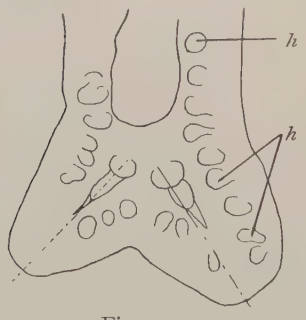



Fig. 14.

Interpretation: Offenbar wirken sämtliche Elemente des Schwanzes darauf hin, daß in der Symmetrieachse des Haupttieres ein Rüssel entsteht. Um-

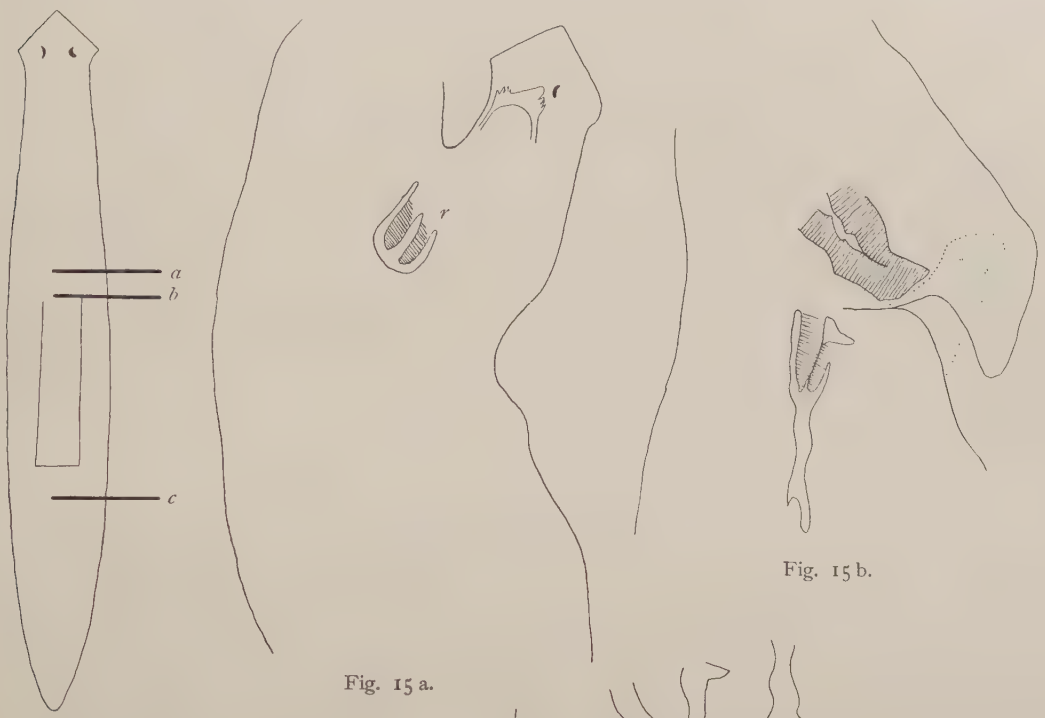



Fig. 15 a. Fig. 15 b.

Fig. 15.

gekehrt hat die Knospe das Bestreben, das Saugrohr auf ihrer Symmetrieachse zu bilden. Weder die eine, noch die andere Komponente setzt sich durch. Sie kombinieren sich zu einer Resultante, die in einer neutralen Gegend wirksam ist. So kommt es, daß der Rüssel von der Achse des Knospentieres nach der Achse des Haupttieres verschoben erscheint.

Durch die Variation der Komponenten gelingt es, die Resultante zu modifizieren. Je mehr die Knospe vom Hinterende entfernt ist, je größer also das die

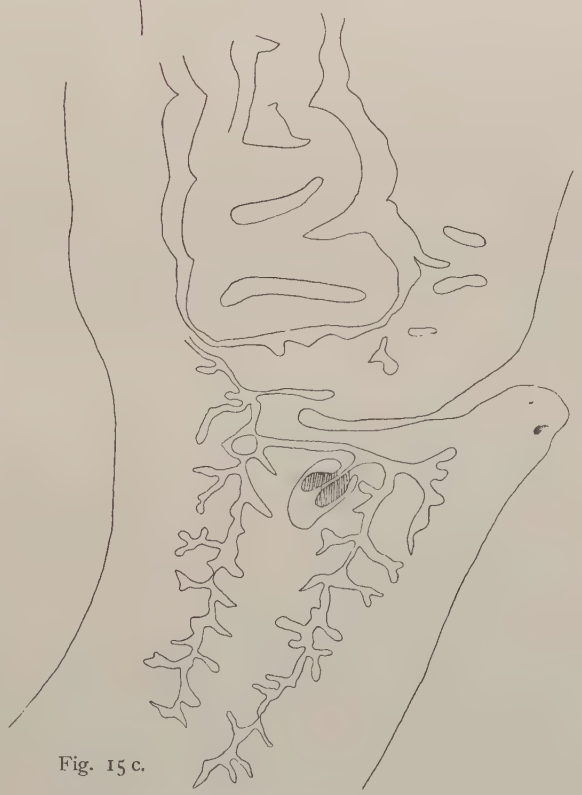


Fig. 15 c.

Verschiebung verursachende Hinterende ist, um so intensiver die Verschiebung. Fig. 15 zeigt die 3 Einschnitte *a*, *b*, *c*, denen die Figuren 15a, 15b, 15c entsprechen.

### Resultate.

1) Bei der Entstehung partieller Doppelbildung sind nicht nur die mit dem doppelten Organ direkt zusammenhängenden Körperkomplexe, sondern auch die entfernteren Partien organisatorisch wirksam.

2) Dieser Einfluß erstreckt sich auf die Größe, die Polarität, die Symmetrieverhältnisse des Regeneranten.

3) Daraus darf wohl für die Tricladen der Schluß gezogen werden, daß die Regeneration qualitativ und quantitativ weder durch die angeschnittenen Zellen, noch durch die im Schnittrand freiliegenden Gewebe und Organe bestimmt wird, sondern durch die Gesamtheit der Zellen des Regeneranten.

## II. Teil. Allgemeine Betrachtungen.

In diesem Abschnitt soll untersucht werden, in welcher Weise sich die Resultate des ersten Teiles mit den bisherigen Anschauungen über die das Regenerat differenzierenden Faktoren vertragen.

Tornier (13, 14) findet, daß bei Eidechsen an schräg abgeschnittenen Schwänzen jeder durch den Schnitt getroffene Wirbel einen neuen Schwanz regeneriert. Man kann daraus schließen, daß bei den Eidechsen in jedem Wirbel Regenerationsvermögen gewissermaßen lokalisiert ist. Durch die Verletzung wird das Geschehen ausgelöst. Vielleicht muß man sogar annehmen, daß die Regenerationspotenz an ganz bestimmte Gewebeelemente, z. B. den Knorpel, gebunden ist. Die angeschnittenen Zellen reagieren auf den Reiz der Verletzung durch Teilungen, welche in bestimmter Weise und nach bestimmter Richtung erfolgen. Je mehr Zellen verletzt werden, um so umfangreicher das Regenerationsgeschehen und um so größer das Regenerat. Nach Tornier kommt die Regeneration ausschließlich durch die Leistung der Gewebeelemente zustande, die von der Verletzung direkt betroffen werden. Demnach könnte für die Eidechsenschwanzregeneration ein Einfluß des Ganzen auf den Regenerationsverlauf als überflüssig ausgeschlossen werden.

Bei einer ganzen Anzahl von Tieren sind Regenerationserscheinungen zur Beobachtung gekommen, die gegen eine Verallgemeinerung der Tornierschen Schlüsse sprechen. Einmal erstreckt sich das Regenerationsgeschehen meist nicht nur auf den Schnittrand selbst, sondern auch entferntere Partien machen Veränderungen durch. Ja, in manchen Fällen lassen sich Reduktionen in ver-

schiedenen, entfernteren Organsystemen nachweisen: der Gesamtorganismus scheint bei der Regeneration in hohem Grade beteiligt zu sein.

Als besonders wichtig wurde und wird der Einfluß des Nervensystems auf die Regeneration bewertet.

JOEST (5) und MORGAN (6) fanden, daß zur Bildung eines Kopfes am Wundrand des quer durchschnittenen Regenwurms die freie Endung des Bauchmarkes nötig ist.

Schneidet man aus einem des Kopfes beraubten Wurm vom Schnittrand nach hinten ein Stück des Bauchmarkes weg, so unterbleibt die Regeneration, oder es wird vom Nervenstumpfe aus ein neuer Kopf erzeugt. Bei Transplantationsversuchen entstehen infolge mangelhafter Vereinigung der Bauchmarkenden oftmals Superregenerate, bedingt durch das Bestreben der Nervenstümpfe, sich zu ergänzen. Zu gleicher Zeit wirken sie aber auch auf die anliegenden Gewebe differenzierend ein, so daß ein vollständiger Kopf entsteht [1]).

Bei Urodelen wird die Regeneration bei Unterbrechung der Nervenleitung zwar nicht unterdrückt, aber doch stark beeinträchtigt (R. RUBIN, 8). G. WOLFF (18) schreibt dem Nervensystem geradezu eine morphogenetische Funktion zu.

Auch diese Schlüsse lassen sich nicht verallgemeinern, denn wir kennen Fälle, in denen die Unabhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem aufs klarste hervortritt.

Jedenfalls hebt die Ausschaltung der nervösen Leitung die Regeneration der Gewebe nicht auf, wie uns eine große Zahl von Arbeiten zeigt. Aber auch ganze Organe werden ohne Nerveneinfluß regeneriert. Der abgeschnittene Schwanz von Axolotln und Froschlarven wird nach BARFURTH (2, 3) auch dann ersetzt, wenn das Rückenmark an einer oder mehreren Stellen durch Entfernung von Stücken unterbrochen wird. In diesem Fall haben wir wohl anzunehmen, daß die verletzten Schwanzteile von sich aus imstande waren, das ihnen Fehlende zu ersetzen.

Sprechen diese Beispiele für vita propria, vollständige Unabhängigkeit der regenerierenden Teile, so deuten andere im Gegenteil auf universelle Abhängigkeit, ohne besonderes Hervortreten des Nervensystems.

Man hat früher angenommen, das Nervensystem sei zum Ersatz eines entfernten Planarienkopfes unbedingt nötig. Spaltet man jedoch durch einen Schnitt in der Symmetrieebene das Hinterende, so entwickelt sich im Schnittwinkel unter

1) Bei manchen Turbellarien, speziell bei Polycladen, marinen Tricladen und einigen Paludicolen (*Dendrocoelum lacteum*) ist das des Kopfes beraubte Hinterende nicht imstande, sich zu ergänzen, während das ungleich kleinere Vorderstück ein ganzes Tier liefert. Zur Erklärung dieser Tatsache hat man auch eine für die Regeneration notwendige Funktion des Gehirnes angenommen. Es stimmt jedoch mit dieser Auffassung die Tatsache wenig überein, daß ein solches gehirnloses Rumpfstück den ihm abgeschnittenen Schwanz anstandslos regeneriert.

Umständen ein Kopf, trotzdem das Nervensystem in seinen zentralen Teilen durch den Schnitt überhaupt nicht getroffen wird. Auch verschiedene andere von MORGAN (7) ausgeführte Experimente (vergl. p. 79) gehören hierher.

Hier schließen sich nun die im ersten Teil dieser Arbeit besprochenen Versuchsserien an, die, wie ich glaube, zur Evidenz beweisen, daß bei der Regeneration der leicht regenerierenden Planarien der Gesamtorganismus, und nicht nur einzelne Organsysteme, den Charakter des Regenerates bestimmen.

Die nächstliegende Frage ist die nach der Art der Beeinflussung. MORGAN (7) denkt sich physikalische Wirkungen, Unterschiede in den Gewebespannungen, die sich auszugleichen bestrebt sind. Es ist jedoch klar, daß wir mit dieser Annahme zunächst wenig anfangen können. da sich solche Spannungen nicht nachweisen lassen und da auch nicht einzusehen ist, wie durch physikalische Faktoren die Qualität des Regenerates, ob Kopf oder Schwanz, bestimmt werden kann.

Bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse müssen wir uns damit begnügen, festzustellen, wie dieser Einfluß am Regenerat sich geltend macht, welche Eigenschaften nur durch ihn eine Erklärung finden.

Eines aber können wir schon jetzt hervorheben:

Die Differenzierung des Planarienregenerates erhält durch den Nachweis, daß die Selbstdifferenzierung der Wundzellen gegenüber der abhängigen Differenzierung durch den Gesamtregeneranten stark zurücktritt, eine große Aehnlichkeit mit der ontogenetischen Differenzierungsweise.

BOSTON MEDICAL LIBRARY 17 FE

Bemerkenswert ist, daß die Voraussetzung für abhängige Differenzierung, Totipotenz der Elemente, bei den Planarien in hohem Grade vorhanden ist. Nicht nur können Zellen verschiedener Organe einander ersetzen, sondern es vermögen sogar Organe verschiedener Keimblätter für einander einzutreten.

So erhält, wie ich glaube, die Regeneration der Planarien einen ursprünglichen Charakter. Das Regenerationsvermögen erscheint nicht als etwas Erworbenes, sondern als von Anfang an Vorhandenes. Vielleicht kann man dann die anderen Formen der Regeneration als sekundär auffassen und sich eine phylogenetische Reihe in folgender Weise vorstellen.

1. Der ursprüngliche Regenerationsmodus: Zellen vollkommen totipotent. Differenzierung des Regenerates vom Gesamtorganismus abhängig. Der Regenerant kehrt in einen Zustand zurück, der an das unentwickelte Ei erinnert, er reorganisiert sich unter beträchtlichen Reduktionserscheinungen. Dabei kann sogar die Bildung von neuem Gewebe am Schnittrand unterbleiben. Regeneration durch Morphallaxis. Größe der Wunde für die Größe des Regenerates nicht von direkter Bedeutung. Beispiele: Stentor, Hydra, Planarien etc.

2. Durch fortschreitende Spezialisierung haben einzelne Gewebeelemente die Fähigkeit, in einen embryonalen Zustand zurückzukehren, verloren. Dadurch bahnt sich die Herausbildung spezieller Regenerationsgewebe an. Die Verletzung beeinflußt nicht mehr in so hohem Maße die Organisation des Regeneranten. Daher beschränkt sich die Regeneration auf die unmittelbar betroffenen Gewebe im Umkreis der Wunde. Dagegen haben die Zellen des Schnittrandes noch nicht absolutes Selbstdifferenzierungsvermögen, sie sind noch vom Regeneranten abhängig. Der differenzierende Einfluß geht jedoch entsprechend der höheren Differenzierung und dem Verlust der Totipotenz nur noch von bestimmten Teilen des Regeneranten aus, er wird vermittelt durch die morphogenetische Funktion des Nervensystems. Beispiele: Einige Tricladen, Polycladen, Regenwurm, Crustaceen etc.

3. Das Regenerationsvermögen beschränkt sich auf ganz bestimmte Zellsorten, die auf Reiz (Verletzung) mit Regeneration antworten. Die Verletzung übt auf den Regeneranten nur noch einen sehr geringen Einfluß aus.

Die Regeneration ist eine lokale Erscheinung. Die Regenerationsgewebe besitzen Selbstdifferenzierungsvermögen. Gleichzeitig hat sich das Rückdifferenzierungs- und Umbildungsvermögen der Körperzellen noch mehr verloren. Das Regenerationsgeschehen ist von dem Regeneranten so unabhängig geworden, daß die Größe der Wunde, d. h. die Zahl der verletzten Zellen, die Intensität der Regeneration und somit die Größe des Ersatzstückes bestimmt. Beispiele: Axolotl, Triton, Eidechse etc.

Der Unterschied zwischen dem ersten und dritten Modus geht besonders aus folgendem Vergleich hervor:

Spaltet man den Eidechsenschwanz durch einen medianen Längsschnitt, so müßte theoretisch jeder halbierte Wirbel zwei Schwänze liefern. Die beiden Schwanzhälften könnten nicht einfach das ihnen Fehlende ersetzen, trotzdem der Schnitt an sich nur die Vorbedingung für eine einfache Doppelbildung gibt. Die Schwanzspalthälften einer Planarie ergänzen sich durch einfache seitliche Regeneration.

Ich möchte diese meine Auffassung der Regeneration hier mit allem Vorbehalt wiedergeben. Das Tatsachenmaterial, auf das sie sich stützt, ist einstweilen sehr spärlich. Die Folgerungen aber, die sich aus ihr ergeben, sind weittragende. Man müßte das Regenerationsvermögen als etwas Ursprüngliches, als eine vitale Eigenschaft auffassen. Gerade die Formen mit sehr entwickeltem Regenerationsvermögen, wie *Hydra* und *Planaria* müßten in dieser Beziehung als ursprünglich aufgefaßt werden. Bei ihnen hat die Regeneration ontogenetischen Charakter. Weismann (15—17) nimmt zwar an, daß das Regenerationsvermögen phylo-

genetisch in sehr früher Zeit durch Selektion erworben wurde und später wieder mit zunehmender Spezialisierung verloren ging. Nur bei einigen Formen soll es sich erhalten und sogar durch Selektion gesteigert haben. Da jedoch die meisten Eier schon in den ersten Furchungsstadien in höchstem Grade regenerationsfähig sind, so ist kein Grund einzusehen, warum man sich bei Erwachsenen eine Selektion denken muß.

Morgan (7) hat diesen Einwand zuerst erhoben und zu gleicher Zeit eine große Zahl von Gründen angeführt, die gegen eine Ausbildung der Regenerationsfähigkeit mit Hilfe der Selektion sprechen.

Nimmt man dagegen an, daß das Regenerationsvermögen etwas Primitives ist, und daß es sich mit zunehmender Spezialisierung der Zellen immer mehr zurückgebildet hat, so wie es sich tatsächlich im Laufe der Ontogenese mehr und mehr beschränkt, so kann man sich ganz gut denken, daß bestimmte, nicht zu sehr spezialisierte Gewebe das Vermögen beibehalten, während es andere vollständig verlieren. Bei Tieren nun, die sehr oft in den Fall kommen, zu regenerieren, wie bei automierenden und leicht verletzlichen, wird sich jedesmal bei diesem Vorgang die Zahl der regenerationsfähigen Zellen stark vermehren. Dadurch kann aber eine Steigerung der Regenerationsfähigkeit bewirkt werden. Unter Umständen werden sogar gewisse Organe, die leichter in Verlust geraten als andere, höheres Regenerationsvermögen erlangen. So regenerieren bekanntlich beim Einsiedlerkrebs in die der Schneckenschale verborgenen Füße schwerer als die herausragenden, und bei Eidechsen ist überhaupt nur noch das ausgesetzteste Organ, der Schwanz, imstande, sich zu ergänzen.

Hohe Regenerationsfähigkeit kann demnach als primitiv oder als sekundär gesteigert betrachtet werden.

Im einzelnen Fall wird es schwer sein, zu entscheiden, ob das eine oder das andere zutrifft. Als Kriterium kann vielleicht der Regenerationsmodus gelten: Je mehr sich der ganze Regenerant an der Regeneration beteiligt, je mehr also der Vorgang ontogenetischen Charakter zeigt, um so mehr wird man auf eine primitive Regenerationsfähigkeit schließen dürfen. Je mehr aber der Einfluß des Ganzen ausgeschaltet wird, je mehr die Regeneration Leistung spezieller, lokalisierter Gewebe mit Selbstdifferenzierungsvermögen wird, um so mehr kann das Regenerationsvermögen als sekundärer Erwerb, d. h. als durch Steigerung primär vorhandener Fähigkeiten erlangt, betrachtet werden.

Solange jedoch über den Einfluß des Ganzen bei der Regeneration der Teile nicht mehr bekannt ist, solange nicht die Beziehungen der von mir als primitiv aufgefaßten Regenerationsweise mit der ontogenetischen Differenzierungsart klar-

gelegt sind, haben die obigen Ausführungen wenig Wert. Es gilt daher zunächst, die Wirkung des vom Regeneranten ausgehenden Organisationsprinzipes auch an andern Tierformen zu studieren und das wird wohl am besten durch die Erzeugung künstlicher Doppelbildungen geschehen können.

Basel, Januar 1910.

## Literaturverzeichnis.


1. Bardeen, Heteromorphosis in Planarians. Arch. f. Entwicklungsmech., 1903.
2. Barfurth, D., Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? Verh. Anat. Ges. (Bonn), Jena 1901.
3. — Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen. O. Hertwigs Handbuch d. vergl. Entwicklungsgesch., Bd. 3, 1906.
4. Van Duyne, J., Ueber Heteromorphose bei Planarien. Pflügers Arch., Bd. 64, 1896.
5. Joest, E., Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 5, 1897.
6. Morgan, J. H., Experimental studies of the internale factors of regeneration in the Earthworm. Arch. f. Entwicklungsmech. d Org., Bd. 14, 1902.
7. — Regeneration. Uebers. Moszkowski. Leipzig 1907.
8. Rubin, R., Versuche über die Beziehungen des Nervensystems zur Regeneration bei Amphibien. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org., Bd. 16, 1903.
9. Steinmann, P., Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen. Arch. f. Entwicklungsgesch. d. Org., Bd. 25, 1908.
10. — Organisatorische Resultanten. Studien an Doppelplanarien I. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org., Bd. 27, 1909.
11. — Doppelbildung bei Planarien. Verh. Deutsch. zool. Ges., Frankfurt 1909, p. 312.
12. — Organisatorische Resultanten. Studien an Doppelplanarien II. Arch. f. Entwicklungsgesch. d. Org., Bd. 28, 1910.
13. Tornier, G., Ueber experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmaßen von Molchen. Zool. Anz., Bd. 20, 1897.
14. — Ueber Amphibiengabelschwänze und einige Grundgesetze der Regeneration. Zool. Anz., Bd. 23, 1900.
15. Weismann, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
16. — Tatsachen und Auslegungen in bezug auf die Regeneration. Anat. Anz., Bd. 15, 1899.
17. — Vorträge über Deszendenztheorie. Jena 1902. (20. u. 21. Vortrag in Bd. II.)
18. Wolff, G., Die physiologische Grundlage der Lehre von den Degenerationszeichen. Virchows Archiv, Bd. 169, 1902.

# Inhalt.


| | Seite |
|---|---|
| I. Teil. Untersuchungen über den Einfluß des Gesamtorganismus auf die Regeneration der Teile | 31 |
| Einleitung | 31 |
| Vorbemerkungen | 33 |
| I. Einfluß des Gesamtregeneranten auf die Größe des Regenerates (Versuch 1—9) | 34 |
| II. Qualitative Beeinflussung des Regenerates durch den Regeneranten (Versuch 10—11) | 41 |
| III. Bestimmung der Symmetrieverhältnisse des Regenerates durch den Regeneranten (Versuch 12—14) | 43 |
| Zusammenfassung | 48 |
| II. Teil. Allgemeine Betrachtungen | 48 |
| Literaturverzeichnis | 53 |

IV.

Ueber

# Tätigkeitserscheinungen am Schließmuskel der Malermuschel.

Von

Wolfg. F. Ewald.

Mit 5 Textfiguren.

Die nachstehend zu beschreibenden Versuche wurden im physiologischen Institut zu Berlin in der Abteilung des Herrn Prof. PIPER im Dezember 1909 und im Januar 1910 angestellt. Es sei mir, da von einem in der zoologischen Literatur noch nicht behandelten Gegenstande die Rede ist, gestattet, einige Worte über das zugrunde liegende Problem vorauszuschicken.

Leitet man zwei unter gleichartigen physiologischen Bedingungen stehende (d. h. unverletzte oder gleichartig verletzte) Punkte eines quergestreiften Muskels zu einem empfindlichen Galvanometer ab, so bleibt die Lage des Zeigers unverändert (HERMANN). Veranlaßt man aber den Muskel durch einen Reiz zur Kontraktion, so kündigt das Galvanometer durch einen charakteristischen Ausschlag das Vorhandensein eines elektrischen Stromes im Muskel an, den man als Aktionsstrom bezeichnet hat. Der Zeiger bewegt sich von der Ruhelage aus erst nach einer, dann nach der anderen Seite und kehrt wieder in die Ruhelage zurück (doppelphasischer Aktionsstrom). Veranlaßt man eine willkürliche Kontraktion des Muskels und registriert die Ausschläge des Galvanometers graphisch, so erhält man eine ununterbrochene Reihe von doppelphasischen Aktionsströmen der beschriebenen Art, die so lange andauern wie die Kontraktion selbst. Die Dauer jeder einzelnen Stromschwankung ist für jeden Muskel konstant; sie beträgt nach PIPER bei menschlichen Muskeln ca. $^1/_{50}$ Sekunde. Dieser Befund steht in Einklang mit der Tatsache, daß die willkürliche Muskelzuckung ein diskontinuierlicher Vorgang ist und aus einer großen Anzahl einzelner Innervationen und Kontraktionen des Muskels besteht (Tetanus). Die tetanische Muskelkontraktion führt sehr rasch zur Ermüdung, da sie starke chemische und energetische Umsetzungen im Muskel erfordert. Außer der sichtbaren mechanischen Verkürzung gehören zu diesen Umsetzungen die thermischen und die schon erwähnten elektrischen Erscheinungen; am wenigsten bekannt sind bisher die dabei auftretenden chemischen Prozesse.

Im Gegensatz zu diesen schnell ablaufenden Muskelkontraktionen stehen die tonischen Kontraktionen, wie man sie häufig an der glatten Muskulatur beobachtet. Hier läuft der Kontraktionsvorgang meist sehr langsam ab; der kontrahierte Zustand dauert dafür zum Teil ganz außerordentlich lange an. Die Tonusmuskeln mancher Mollusken können stunden-, ja tagelang in maximaler Kontraktion verharren, ohne Zeichen von Ermüdung zu zeigen, und der Stoffverbrauch scheint

dabei ein äußerst geringer zu sein. Diese Verhältnisse legten den Gedanken nahe, daß es sich bei solchen tonischen Kontraktionen um Vorgänge handle, die von der normalen Muskelzuckung nicht nur in der Schnelligkeit des Ablaufs, sondern in der Natur des Vorgangs selber prinzipiell abweichen. I. v. Uexküll stellte auf Grund seiner Beobachtungen am Seeigelstachel die Hypothese auf, daß der Zustand der Kontraktion für den Tonusmuskel ein Ruhezustand sei. Er ist dabei allerdings der Ansicht, daß die Muskelzellen während dieses Ruhezustandes dauernd die zur Kontraktion nötige Energie produzieren, und zwar um so mehr, je stärker die Verkürzung des Muskels ist. Diese Anschauung wurde später von Bethe aufgegriffen und etwas modifiziert; Bethe stellt sich vor, daß der Muskel nur bei der Verkürzung (und vielleicht bei der Ausdehnung) Energie verbrauche, daß aber der stabile Zustand der Kontraktion dem Muskel keinerlei Energieumsatz koste. Als Beispiel für solche Verhältnisse führt Bethe die Muskulatur von Aplysia an, die sich durch Aufnahme und Auspressen von Leibeshöhlenflüssigkeit ausdehnt, resp. kontrahiert. Es kann nicht meine Aufgabe sein, an dieser Stelle näher auf die Theorien des Tonus einzugehen; ich muß vielmehr auf die Schriften von Bethe und v. Uexküll verweisen.

Da man durch das Studium der Aktionsströme des Muskels gewisse Aufschlüsse über seine Tätigkeit erhalten kann, so erschien es nach dem Gesagten von großem Interesse, einmal einen zweifellosen Tonusmuskel auf sein elektromotorisches Verhalten näher zu untersuchen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß ich glaube, mit Hilfe der Aktionsströme die Frage, ob ein Muskel Arbeit leiste, unzweideutig lösen zu können.

Als Versuchstiere boten sich für ein binnenländisches Institut in erster Linie Teichmuscheln oder Malermuscheln, da sie überall leicht erhältlich sind. Zudem ist das elektrophysiologische Verhalten dieser Tiere durch die vortrefflichen Arbeiten von Fick, Pawlow und Biedermann ziemlich gut bekannt. A. Fick versuchte bereits im Jahre 1863, Aktionsströme vom Schließmuskel der Teichmuschel zu erhalten, jedoch mit negativem Erfolg. Er verwendete zu seinen Versuchen einen isolierten Muskel mit den anhaftenden Schalenstücken, und zwar sowohl mit als ohne den zugehörigen Nerven. Bei Reizung des Muskels oder Nerven erhielt er zwar eine Kontraktion des Muskels, aber keinen Aktionsstrom. Wahrscheinlich ist dieses Resultat auf das nicht genügend empfindliche Galvanometer zurückzuführen. Erst in neuester Zeit wurden von Fuchs an der glatten Muskulatur von Sipunculus und Pecten sowohl Ruheströme wie ein- und doppelphasische Aktionsströme nachgewiesen. Leider habe ich über diese Untersuchungen nur eine sehr kurz gehaltene vorläufige Mitteilung finden können, in der keine Kurven abgedruckt sind.

Bei meinen eigenen Versuchen kam es nun in erster Linie darauf an, festzustellen, ob bei langdauernder tonischer Kontraktion ohne Längenveränderung des Muskels

Aktionsströme nachzuweisen seien. Denn daß bei Verkürzung des Muskels entsprechende Tätigkeitserscheinungen nicht fehlen würden, erschien mir höchst wahrscheinlich und bestätigte sich denn auch schon bei den ersten Versuchen. Ich benutzte zu meinen Arbeiten das EINTHOVENsche Saitengalvanometer aus den EDELMANNschen Werkstätten mit rotierendem photographischen Registrierapparat, für dessen Beschreibung ich auf die unten angegebene Abhandlung von EDELMANN verweise. Für meine Zwecke erhielt die Galvanometersaite eine so geringe Spannung, daß ein Strom von $^1/_{1000}$ Volt bei 750-facher Vergrößerung einen Ausschlag von 6—8 cm bewirkte. Die Trommel des Registrierapparates machte eine Umdrehung in ca. 15 Sekunden. Zur Registrierung wurde hochempfindliches Bromsilberpapier benutzt.

Im Gegensatz zu den früheren Experimentatoren stellte ich mir die Aufgabe, meine Versuchstiere möglichst wenig zu verletzen, um sie unter normalen Bedingungen untersuchen zu können. Die unverletzte Muschel öffnet nämlich ihre Schale besonders im warmen Zimmer spontan, um sie nur von Zeit zu Zeit vorübergehend zu schließen. Die Oeffnung der Schale war aber nötig, um die bei Verkürzung des Muskels auftretenden Ströme registrieren zu können. Bei stärkerer Verletzung verharrt die Muschel andauernd im Zustand maximaler Kontraktion und ist nur nach Morphiumeinspritzung zu öffnen. Ich beschränkte mich daher darauf, ein kleines Loch in die Ränder beider Schalen einzuschneiden, dicht an der Stelle, wo der abzuleitende Schließmuskel lag. Durch dieses Loch wurden die beiden Elektroden zum Muskel geführt; sonstige Verletzungen erhielt das Tier nicht. Die Anbringung der Elektroden verursachte zuerst erhebliche Schwierigkeiten. Im Anfang zog ich Wollfäden mit einer chirurgischen Nadel durch den Muskel und verband sie mit Tonstiefelelektroden. Da dies Verfahren aber ziemlich große Oeffnungen in der Schale verlangte, so wurden die Muscheln stark gereizt und die Schließmuskeln verharrten in hohem Tonus. Dann steckte ich Kapillarröhrchen in den Muskel, die in Kochsalzlösung getränkte Wollfäden enthielten und verband die Fäden wieder mit Tonstiefelelektroden. Auch diese Ableitung zerstörte den Muskel zu stark und bewährte sich daher nicht gut. Schließlich verwendete ich einfach die blanken Enden der ableitenden Kupferdrähte und diese Methode behielt ich auch bei. Die geringfügigen Polarisationserscheinungen nahm ich der sonstigen Vorteile wegen in Kauf. Auch Bewegung der Elektroden hatte, wie ich mich oft überzeugte, nur ganz unbedeutende Wirkung auf das Galvanometer.

Die Muschel wurde in ein Wattenest gelegt und die an einem Stativ befestigten Drähte oben und unten in den Muskel eingestochen. An der obenliegenden Schale der Muschel war mit Siegellack ein Faden befestigt, der über eine Rolle zu einem Zeiger führte. Dieser registrierte also vielfach vergrößert die Bewegungen der Schale (in meinen Kurven die mittlere Linie). Die Zeit

wurde mit einer JACQUETschen Uhr angegeben, die Fünftelsekunden markierte (in meinen Kurven die untere Linie). Ich verfuhr nun so, daß ich zunächst den Registrierapparat in Tätigkeit setzte und dann mittels eines Strohhalms behutsam den Mantelrand der Muschel in der Nähe des Muskels oder am Atemsipho berührte[1]). Die Folge war regelmäßig eine Zusammenziehung der etwas geöffneten Schalen und ein Ausschlag des Galvanometers. Betrachten wir nun die beigefügten Kurven, auf denen einige Beispiele solcher Aktionsströme bei der Malermuschel wiedergegeben sind.

Der genaue Beginn der Reizung konnte bei der angewendeten Reizmethode auf den Kurven nicht angegeben werden. Aus der Erschütterung der mittleren (Schalen-)Linie, die offenbar durch die Bewegungen des Strohhalms verursacht sind, zeigt sich auf manchen Kurven (No. 2), daß die Latenz ziemlich beträchtlich sein dürfte — fast eine Sekunde. Erst bedeutend später — meist über $^1/_5$ Sekunde — beginnt die Verkürzung des Schließmuskels, die dann für den Rest der Kurve — 15 Sekunden — gleich stark bleibt (der letzte Teil der Kurven ist nicht mit dargestellt). Die Galvanometerlinie zeigt einen deutlichen Aktionsstrom von allerdings sehr ungleichmäßiger Gestalt, so daß es schwer fällt, zu entscheiden, ob er ein- oder doppelphasisch ist. Ueber seine Existenz kann aber kein Zweifel bestehen, da er bei genügend entspanntem Faden ausnahmslos zu sehen war. Ueber die Dauer der ersten Schwankung läßt sich nach dem vorhandenen Material ebenfalls nichts Genaues aussagen; immerhin kann man annehmen, daß der Wert nicht sehr weit von 0,2 Sekunden liegt. Danach wäre also die Dauer einer Schwankung ca. 10mal länger als beim Warmblütermuskel. Wenn man die elektromotorische Kraft z. B. mit der des Froschmuskels vergleicht, so stellt sich heraus, daß die des Muschelmuskels etwa 70mal geringer ist. Wir haben also bei der Muschel Ströme von äußerst geringer Stärke und Frequenz gefunden, so daß es erklärlich erscheint, wenn weniger empfindliche Instrumente als das von mir benutzte keine Ausschläge ergaben. Waren doch auch meine eigenen Versuche ergebnislos, wenn der Faden des Galvanometers etwas straffer gespannt war.

Bei aufmerksamer Betrachtung fällt uns noch eine zweite Erscheinung an der Galvanometerlinie auf. Nach den starken Schwankungen sehen wir die Linie ganz allmählich nach der Seite des ersten Ausschlages hin abweichen. Die Abweichung kann, wie Fig. 4 zeigt (auf der Anfang und Ende einer vollständigen Trommelumdrehung zu sehen sind), ziemlich beträchtlich sein und betrug mitunter mehrere Zentimeter. Sie beginnt, wie die Kurven dartun, genau gleichzeitig mit der Verkürzung des Muskels und die Saite kehrt erst sehr allmählich in die Ruhelage zurück. Dabei fiel mir schon auf Grund der Beobachtung mit bloßem Auge die interessante Tatsache auf, daß die Rückkehr der Saite gleichzeitig mit der zu-

1) Elektrische Reizung konnte bei der Empfindlichkeit des Galvanometers nicht angewendet werden.

nehmenden Oeffnung der Muschelschale vor sich ging und ihr Ende fand. Es würde demnach mit dem mechanischen Vorgang im Muskel ein elektrischer parallel gehen, also dem verstärkten Tonus des Muskels auch eine vermehrte elektromotorische Wirksamkeit entsprechen. Mit dem ersten Aktionsstrom hat diese langsame Schwankung nichts zu tun, wie sich bei genauer Betrachtung der Kurven deutlich zeigt. Insbesondere stellt sie nicht etwa eine ungeheuer verlängerte zweite Phase der ersten Schwankung dar — sie verläuft ja auch in gleicher Richtung — sondern, wie wir gleich sehen werden, eine für sich bestehende Tätigkeitserscheinung.

Um diese sehr langsam ablaufenden Schwankungen des Ruhestroms zu untersuchen, verband ich einen Schließmuskel mit dem D'ARSONVALschen Spiegelgalvanometer und beobachtete ihn während einer Dauer von 2 Stunden. Es zeigte sich, daß die in ziemlich regelmäßigen Intervallen von 5—10 Minuten auftretenden Atembewegungen der Muschel jedesmal einen Ausschlag des Galvanometers verursachten, der die in den Kurven 5 dargestellte Form zeigt. Die Kurven sind gewonnen durch Aufzeichnung der Stellung des Galvanometers in möglichst zahlreichen Augenblicken während je eines Ausschlages. Die so erhaltenen Punkte wurden nachträglich verbunden. Uebereinstimmend zeigte sich bei sämtlichen Beobachtungen, daß zunächst eine steile Zacke auftritt, die offenbar dem ersten Aktionsstrom der Kurven 1—3 entspricht. Darauf nimmt aber der Ausschlag sehr langsam ab, um erst nach Verlauf von über 6 Minuten in die Ruhelage zu kommen. Das D'ARSONVALsche Galvanometer verwischt zwar wegen seiner Trägheit die Grenzen der beiden Stromschwankungen, die wir auf den anderen Kurven als voneinander unabhängig erkannten; dafür zeigt es uns aber, wie die zweite, langsame Stromschwankung abläuft und wie charakteristisch sie für den Kontraktionsvorgang ist.

Ich klemmte nun einen Stab zwischen die Schalen der Muschel, deren Schließmuskel auf diesen Reiz hin dauernd maximal kontrahiert wurden. Ich notierte wieder von Zeit zu Zeit die Stellung des Galvanometers und erhielt die folgende Serie von Ablesungen.

Nullpunkt[1]) bei 24,4 cm:

| | | | |
|---|---|---|---|
| $11^h$ 40′ | 24,7 | $12^h$ 5′ | 26,9 |
| $11^h$ 50′ | 26,1 | $12^h$ 10′ | 26,5 |
| $11^h$ 55′ | 26,5 | $12^h$ 15′ | 26,5 |
| $11^h$ 59′ | 26,8 | $12^h$ 20′ | 26,3 |
| | | $12^h$ 25′ | 26,3 |

Es zeigte sich also, daß der Ruhestrom bei derartig starker Muskelarbeit bis auf eine entsprechend beträchtliche Höhe ansteigt und erst 30 Minuten nach der

1) Bei dem benutzten Galvanometer oscillierte der Nullpunkt um die Mitte eines gewöhnlichen Zentimetermaßstabes von 50 cm Länge. Die Ausschläge bewegten sich je nach der Art des Anschlusses auf das linke (1) oder rechte Ende (50) der Skala zu.

Reizung, scheinbar zugleich mit der Kontraktion des Muskels, äußerst langsam abzunehmen beginnt. Man kann die gleiche Erscheinung auch dadurch verdeut-

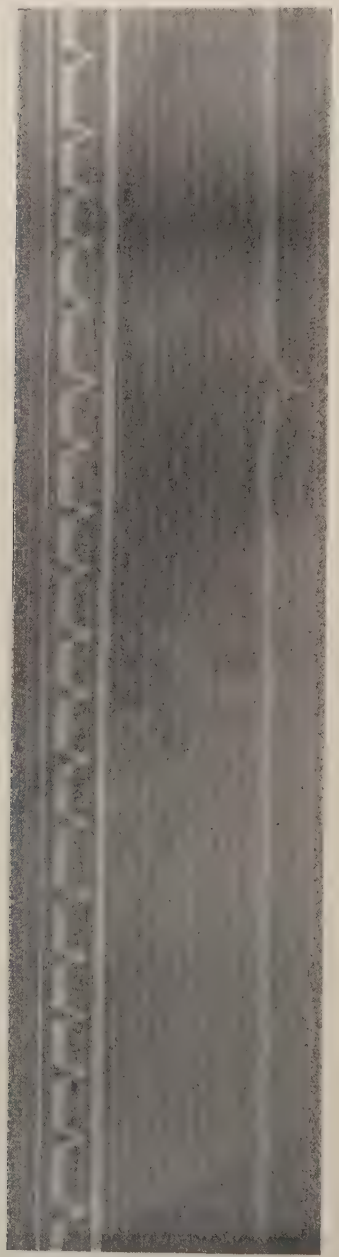


Fig. 2.

Fig. 1.

lichen, daß man bei Reizung mit einem Strohhalm diesen in der Muschel stecken läßt. Der Zeiger geht dann nicht in wenigen Minuten wieder zurück wie bei der spontanen Kontraktion oder bei Entfernung des Reizgegenstandes gleich nach

der Reizung; vielmehr hält sich der Strom lange Zeit auf gleicher Höhe, um erst bei Nachlassen der Muskelspannung sehr allmählich zu fallen.

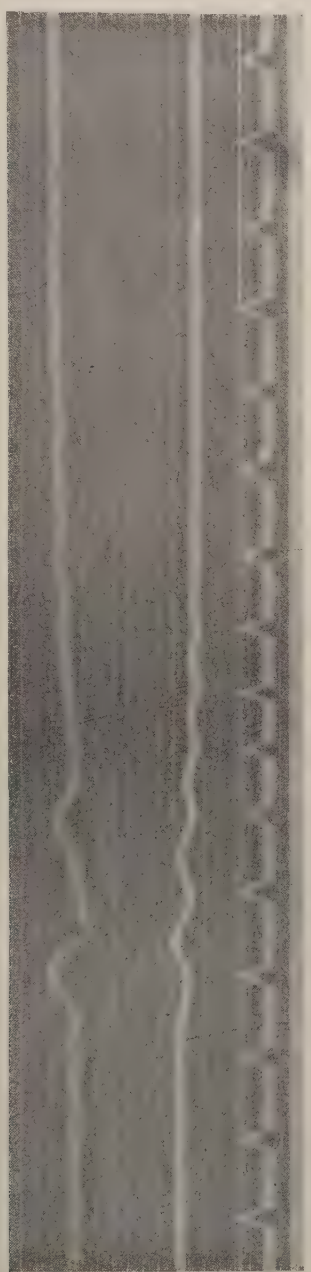


Fig. 3.

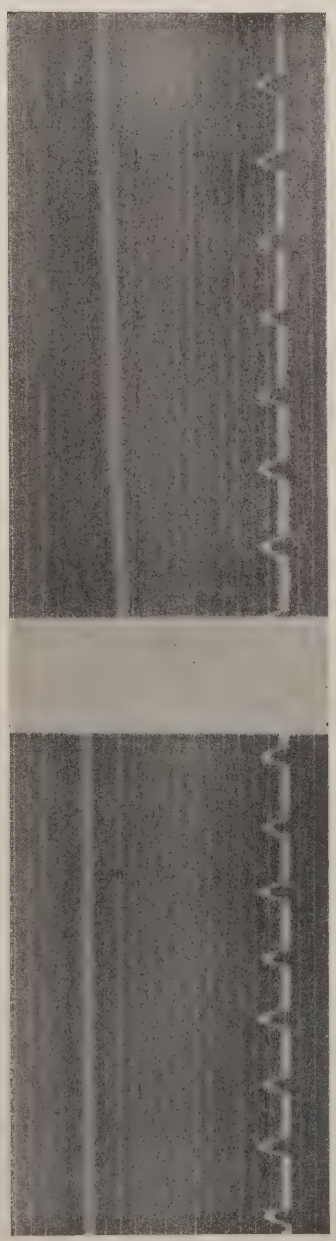


Fig. 4.

Um mich noch weiter über die Natur dieser langsamen Stromschwankung zu unterrichten, beschloß ich, das galvanometrische Verhalten einer Muschel nach Morphiuminjektion zu beobachten. (Die Morphiuminjektion, wie sie von PAWLOW

angegeben wurde, hat eine langsame Erschlaffung der Muskulatur zur Folge, die mehrere Tage lang anhält.) Ich stellte also zunächst fest, wie sich das Galvanometer, dessen Nullstellung sich bei Skalenteil 23,45 befand, nach Anschluß der wie üblich vorbereiteten und daher tonisch kontrahierten Muschel einstellte. Er blieb unter geringen Schwankungen um den Skalenteil 13,5 stehen, ohne während einer Viertelstunde eine Tendenz zur Abnahme oder Zunahme zu zeigen. Es wurden nun einige Kubikzentimeter der 0,2-proz. Morphiumlösung in den Fuß der auf dem Tisch befestigten Muschel injiziert, ohne das Tier im ganzen zu verschieben. Nach einer Viertelstunde stand das Galvanometer auf Skalenteil 15,7. Es wurde eine zweite Injektion gemacht, die den Vorgang etwas beschleunigen sollte. Tatsächlich oszillierte der Lichtzeiger nach Verlauf einer halben Stunde dicht am Nullpunkt hin und her, zwischen diesem selbst (23,45) und 22,3. Es war also infolge der Narkose der Strom des anfangs tonisch kontrahierten Muskels in $^3/_4$ Stunden um 10 ganze Skalenteile, bis fast auf Null gefallen. Merkwürdigerweise waren die Schalen des Tieres auch dann noch geschlossen und es bedurfte einer — wenn auch geringen — Nachhilfe, um sie zu öffnen. Diese Tatsache zeigt, wie außerordentlich klein die zur Schließung der Schale aufgewendete Energie für gewöhnlich nur zu sein braucht. Vielleicht spielen hier aber auch die ganz besonderen Elastizitätsverhältnisse des Muskels mit herein. Ich möchte übrigens bei dieser Gelegenheit feststellen, daß man bei passiver Dehnung oder Zusammendrückung des narkotisierten Muskels im Galvanometer Ströme erhält, die den Aktionsströmen entgegengesetzt gerichtet sind — eine Erscheinung, die ich mir vorläufig nicht erklären kann.

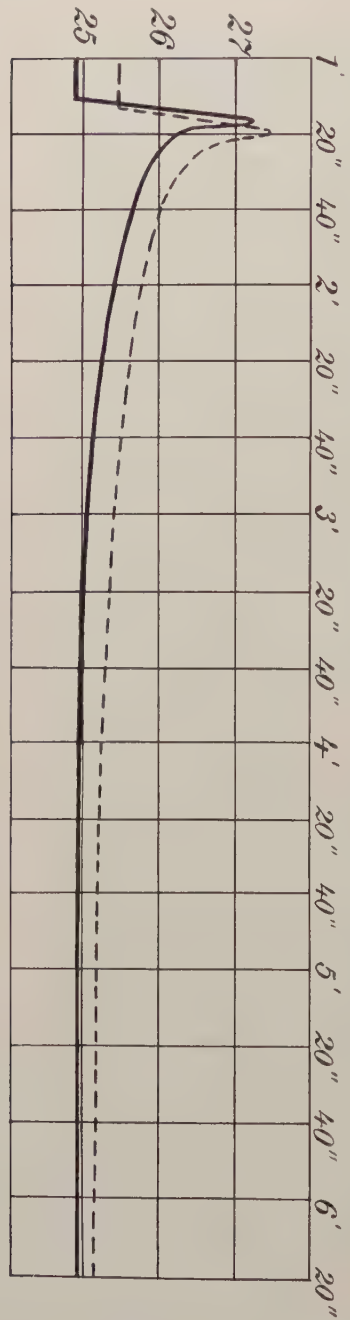


Fig. 5.

Diese Versuche scheinen mir zu beweisen, daß der glatte Muskel der Muschel tatsächlich auch bei tonischer Kontraktion ohne Verkürzung Aktionsströme zeigt, die von den bisher beobachteten wohl zu trennen sind. Ich möchte sie daher als „Tonusströme“ den „Zuckungsströmen“,

resp. deren Summierung, dem „Tetanusstrom", gegenüberstellen, von denen sie sich durch das Gesamtbild ihres Verlaufs, wie wir sahen, wesentlich unterscheiden. Darin bestärkt mich auch die Tatsache, daß der Zuckungsstrom mit geringer Latenz auf den Reiz folgt und der Muskelverkürzung weit vorausgeht, während der Tonusstrom mit der Kontraktion des Muskels selbst, sowohl was zeitlichen Ablauf, als, vielleicht, auch was Intensität betrifft, Hand in Hand geht. In der Tat scheint der Tonusstrom ganz ungefähr mit dem Energieverbrauch des Muskels zu steigen und zu fallen, soweit sich das bei meinen Versuchen feststellen ließ. Genaue dynamometrische Messungen, die zur exakten Beweisführung erforderlich wären, begegnen so großen Schwierigkeiten, daß ich sie vorläufig aufgeben mußte.

In diesem Zusammenhang möchte ich auf eine Arbeit von DITTLER hinweisen, der vom Zwerchfell des Kaninchens während der Atmung Aktionsströme abgeleitet hat. Die beigegebenen Kurven zeigen aufs deutlichste, daß erstens, wie DITTLER es beschreibt, im Rhythmus der Atembewegung periodische Veränderungen in der Amplitude der oszillatorischen Aktionsströme auftreten. Ebenso deutlich sieht man aber, daß die Galvanometersaite außerdem langsame periodische Schwankungen ausführt, die ebenfalls mit dem Atemrhythmus genau übereinstimmen. Sie sind selbst auf einer bei Apnoë aufgenommenen Kurve noch sichtbar, während die Amplituden des „Tetanusstroms" in diesem Falle ganz gleichmäßig geworden sind. DITTLER führt die Schwankungen auf Elektrodenverschiebung zurück. Ich kann es indessen nicht unterlassen, auf die auffallende Analogie meiner obigen Befunde mit diesen langsamen Schwankungen hinzuweisen und die Vermutung auszusprechen, daß hier Tonusströme und Tetanusströme superponiert seien. Die Tonusströme fehlen bezeichnenderweise auf solchen Kurven, die durch Reizung des Phrenicus, nicht durch natürliche Innervation zustande gekommen sind. Näher auf diese Zusammenhänge einzugehen, muß ich mir versagen. Ich möchte aber betonen, daß Elektrodenverschiebung für das Phänomen der Tonusströme nicht verantwortlich gemacht werden kann. Die Ströme traten bei meinen Muscheln auch ein, wenn ein Stab zwischen den Schalen lag und jede Muskelverkürzung hinderte, und auf DITTLERS Kurven treten sie bei Apnoë auf, wo ebenfalls Elektrodenverschiebung ausgeschlossen ist. Noch einige andere Angaben der Literatur könnten vielleicht auf Tonusströme bezogen werden, namentlich die langsamen Schwankungen im Rhythmus der Atembewegungen, wie sie bei Ableitung des Vagus der Warmblüter auftreten (ALCOCK und SEEMANN, EINTHOVEN). Man hat auch tatsächlich auf die Möglichkeit stetiger Stromschwankungen in diesen Fällen hingewiesen, obwohl diese Auffassung nicht viele Anhänger gefunden hat. Die Verhältnisse liegen dort aber wesentlich anders und schwieriger als in meinen Muschelversuchen. Ganz ähnliche Bilder wie ich scheint CREMER bei Ableitung von Nerven (Cerebro-Visceralconnectiv) von Anodonta erhalten zu haben. Jedenfalls zeigt eine in NAGELS neuem Handbuch der Physiologie

publizierte Kurve sowohl den ersten Aktionsstrom (den CREMER als doppelphasisch anspricht) als das nachfolgende langsame Ansteigen des Tonusstroms ganz typisch.

Ich muß schließlich noch erwähnen, daß meine Versuche am isolierten Muskel von Anodonta und Unio erfolglos waren, da der Muskel ohne Nerven nur auf elektrische Reize von bedeutender Stärke reagierte. Diese Reize polarisierten aber bei allen erdenklichen Anordnungen den Muskel so stark, daß die Aktionsströme unter den Polarisationserscheinungen verschwanden.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß, wenngleich meine Befunde keine eindeutige Erklärung aller eingangs gestellten Fragen geliefert haben, immerhin folgende prinzipielle Resultate gewonnen sind: 1) Am Muschelmuskel lassen sich zwei verschiedenartige Aktionsströme nachweisen: der „Zuckungsstrom" und der hier zum erstenmal beobachtete „Tonusstrom". 2) Gleichzeitig mit dem Zustande tonischer Kontraktion läuft beim Muschelmuskel ein Aktionsstrom ab (Tonusstrom), der, soweit sich das ohne dynamometrische Messung sagen läßt, ganz ungefähr mit dem Energieverbrauch zu steigen und zu fallen scheint. 3) Der Tonus des glatten Muskels der Muschel unterscheidet sich durch die Art seiner Aktionsströme prinzipiell von der mit Verkürzung verbundenen Einzelzuckung, die den Zuckungsstrom zur Folge hat; und von der (bei der Muschel nicht vorkommenden) Summierung solcher Einzelzuckungen, dem Tetanus, der den Tetanusstrom zur Folge hat. Damit wäre, sofern sich diese Ergebnisse weiter bestätigen, eine ganz exakte Definition der tonischen Muskelkontraktion gegeben. Sie ist kein oszillatorischer, diskontinuierlicher, sondern ein stetiger Vorgang, und zwar sowohl im mechanischen, als im elektrischen Ablauf.

Zum Schluß sei mir gestattet, Herrn Prof. PIPER für die mir gewordene Unterstützung meinen wärmsten Dank auszusprechen.

## Literaturverzeichnis.

1. ALCOCK, H., und SEEMANN, J., Ueber die negative Schwankung in den Lungenfasern des Vagus. Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 108, 1905.
2. BETHE, A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.
3. BIEDERMANN, W., Ueber das elektromotorische Verhalten des Muschelnerven bei galvanischer Reizung. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss., Wien, math.-nat. Kl., Bd. 93, Abt. 3, 1886. — Elektrophysiologie, Jena 1895.
4. CREMER, Nervenphysiologie in NAGELS Handbuch der Physiologie. (Neue Auflage.)
5. DITTLER, R., Ueber die Innervation des Zwerchfells etc. Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 130, 1909.
6. EDELMANN, TH., Mitteilung Nr. 4 aus dem phys.-med. Institut von Prof. Dr. TH. EDELMANN und Sohn, München.
7. EINTHOVEN, W., Ueber Vagusströme. Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 124, 1908.
8. FICK, A., Gesammelte Schriften, Bd. 3 (1863) p. 28—101, Würzburg 1904.
9. FUCHS, R. F., Die elektrischen Erscheinungen am glatten Muskel. Sitzungsber. d. phys.-med. Sozietät in Erlangen, Bd. 40, 1908.
10. PAWLOW, JOH., Wie die Muschel ihre Schalen öffnet. Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 37, 1885.
11. PIPER, H., Ueber den willkürlichen Muskeltetanus. Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 119, 1907.
12. UEXKÜLL, J. v., Die Physiologie des Seeigelstachels. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 39, 1900.

V.

# Regeneration und Nervensystem.

Von

Prof. Dr. Gustav Wolff,
Basel.

Mit 1 Textfigur.

Die nachfolgenden Mitteilungen bilden die Fortsetzung einer Reihe von Versuchen, über deren Ergebnisse ich vor acht Jahren in VIRCHOWs Archiv[1]) berichtet habe.

In jener Abhandlung habe ich die Geschichte des uns beschäftigenden Gegenstandes kurz behandelt und gezeigt, daß die Frage, ob das Zentralnervensystem einen Einfluß auf die Entwicklungsvorgänge habe, die Forscher schon in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts beschäftigt hat, und daß die hauptsächlichsten über diesen Gegenstand angestellten Untersuchungen an die Namen TIEDEMANN (1824), MAYER (1826), ALESSANDRINI (1829 und 1839), BISCHOFF (1842), E. H. WEBER (1851) anknüpfen.

Waren die von den genannten Forschern gezogenen Schlüsse ausschließlich gegründet auf Beobachtungen, die sie an zufällig auftretenden Mißbildungen angestellt hatten, so wurde in neuerer Zeit, erfolgreich zuerst von KURT HERBST, die entwicklungsphysiologische Frage nach einer morphogenetischen Funktion des Zentralnervensystems auf experimentellem Wege untersucht. HERBST hat gezeigt, daß bei gewissen Krebsen das abgeschnittene Auge nur dann regeneriert wird, wenn das zugehörige Ganglion opticum erhalten blieb, daß aber nach Entfernung dieses Ganglions als Ersatz des verlorenen Auges nur eine Antenne neu gebildet wird. Mit diesem Versuch war zum ersten Mal eine morphogenetische Funktion des Nervensystems wenigstens für einen regenerativen Entwicklungsvorgang und für wirbellose Tiere mit experimenteller Sicherheit dargetan.

Ein solcher Einfluß des Nervensystems war für Wirbeltiere zunächst nicht nachgewiesen worden, und diejenigen Forscher, welche dahingehende Untersuchungen angestellt hatten, bestritten auf Grund ihrer Experimente die morphogenetische Funktion des Zentralnervensystems. Durch meine im Jahre 1902 veröffentlichten Versuche glaubte ich gezeigt zu haben, daß auch bei Wirbeltieren das Nervensystem auf regenerative Vorgänge einen Einfluß hat, daß speziell bei

1) GUSTAV WOLFF, Die physiologische Grundlage der Lehre von den Degenerationszeichen. VIRCHOWs Archiv, Bd. 169, p. 308 ff.

Tritonen die Regeneration einer verlorenen hinteren Extremität nur erfolgt, wenn eine nervöse Verbindung des Regenerationsfeldes mit dem Rückenmark erhalten geblieben ist.

Die Beweiskraft meiner Versuche und der daraus gezogenen Schlüsse wurde später von KURT GOLDSTEIN [1]) bestritten. Obwohl die weitere Fortsetzung meiner Versuche die Richtigkeit meiner damaligen Behauptungen nach jeder Richtung hin einwandfrei bestätigt hat, so halte ich es doch nicht für überflüssig, auf die Angriffe GOLDSTEINs hier kurz zu erwidern.

GOLDSTEIN hat seine Untersuchung auf Anregung und unter Leitung des leider inzwischen verstorbenen Prof. SCHAPER [2]) in Breslau angestellt, welcher einige Jahre vorher Untersuchungen über die Frage nach dem Einfluß des Nervensystems auf die Entwicklung angestellt hatte und dabei zu Ergebnissen gelangt war, deren Richtigkeit ich bestreiten mußte.

GOLDSTEIN, in seinem gut gemeinten, aber allzu ungestümen Bestreben, seinen Lehrer gegen meine Kritik zu verteidigen, griff nun seinerseits die Richtigkeit meiner Untersuchungen an.

Meine früheren Ergebnisse und die daraus gezogenen Schlüsse waren, kurz zusammengefaßt, die folgenden. Die Zerstörung des Rückenmarks in der Höhe des Abgangs des Plexus cruralis durch Ausräumen des Wirbelkanals hatte zwar selbstverständlicherweise eine vollständige Lähmung der hinteren Extremität zur Folge, verhinderte aber trotzdem nicht die Regeneration des abgeschnittenen, aber gelähmt gebliebenen Gliedes. Dieses Ergebnis schien ja gegen einen bei der Regeneration mitwirkenden nervösen Faktor zu sprechen. Immerhin war aber die nervöse Verbindung der Wundfläche mit den Spinalganglien, die durch Ausräumen des Wirbelkanals nicht zerstört worden waren, erhalten geblieben; und schon HERBST [3]) hatte ja im Anschluß an die von ALESSANDRINI und WEBER beschriebenen Mißbildungen die Möglichkeit diskutiert, daß nicht die motorischen, sondern die sensiblen Wurzeln einen Entwicklungsreiz ausüben können, weil in denjenigen Fällen von Hydromyelie, bei denen zwar das Rückenmark zerstört, die Spinalganglien mit den hinteren Wurzeln jedoch erhalten waren, ein sonst beobachteter Defekt in der Entwicklung der Muskulatur ausgeblieben war. Welchen Grad von Wahrscheinlichkeit man der HERBSTschen Vermutung auch

1) KURT GOLDSTEIN, Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage über den Einfluß des Nervensystems auf die embryonale Entwicklung und die Regeneration. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. 18, p. 57 ff.

2) A. SCHAPER, Haben künstlich angelegte Defekte des Zentralnervensystems oder die vollständige Elimination desselben einen nachweisbaren Einfluß auf die Entwicklung des Gesamtorganismus junger Froschlarven? Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. 6, p. 151 ff.

3) C. HERBST, Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901, p. 49 ff.

zusprechen mochte, auf jeden Fall mußte sie mich veranlassen, meine Versuche in einer Anordnung zu wiederholen, die auch einen etwaigen Einfluß der Spinalganglien ausschloß. Ich habe deswegen mich nicht mehr auf die Ausräumung des Rückenmarks beschränkt, sondern das in Frage kommende Stück der Wirbelsäule exzidiert. Da die meisten der in dieser Weise operierten Tiere nur einige Wochen am Leben blieben, so war der weitere Verlauf der Experimente nicht so glatt und einfach, wie es wünschenswert gewesen wäre. Immerhin konnte ich folgendes mit Sicherheit feststellen. Die geschilderte Exzision jenes Stückes der Wirbelsäule hemmt zunächst einen vorher eingeleiteten Regenerationsprozeß in ganz unzweideutiger Weise, indem ein bisher rasch verlaufender Regenerationsprozeß zum Stillstand kommt und der bereits gebildete Regenerationspfropf auch äußerlich seinen embryonalen Charakter verliert. Erst nach mehreren Wochen kam der in dieser Weise unterbrochene Regenerationsprozeß wieder in Gang, führte aber in den meisten Fällen nicht zu einem normalen, sondern zu einem mißbildeten Regenerat. Bei diesen Tieren konnte aber nachgewiesen werden, daß eine, wenn auch nur partielle nervöse Verbindung der hinteren Extremität mit dem Zentralnervensystem sich allmählich, wenn auch in mangelhafter Weise, wieder hergestellt hatte, indem die Sensibilität und teilweise die Motilität wieder zurückgekehrt war. Ich schloß hieraus, daß das Wiedereinsetzen eines, wenn auch unvollkommenen Regenerationsprozesses jedenfalls auf die wieder eingetretene partielle nervöse Verbindung zurückzuführen war. Diesen Schluß sucht GOLDSTEIN dadurch zu entkräften, daß er sagt: „Die Sensibilität in einer Extremität läßt sich mit Sicherheit nur prüfen, wenn das Tier imstande ist, die betreffende Extremität wenigstens reflektorisch zu bewegen. Die eintretende Abwehrbewegung ist für uns das einzige sichtbare Zeichen dafür, daß Sensibilität vorhanden ist. Ist Bewegung in der betreffenden Extremität nicht möglich, so kann sich die Sensibilität derselben allerdings noch in einer Bewegungsreaktion des ganzen Tieres dokumentieren. Hierbei sind wir aber großen Täuschungen ausgesetzt, und nur wenn alle Nebenreize auf den übrigen Körper vollkommen ausgeschaltet werden können, darf man davon sprechen, daß das Tier in der betreffenden Extremität Sensibilität besitzt, weil der ganze Körper auf Reizung der Extremität reagiert. Diese Nebenreize sind aber keineswegs ausschaltbar, wenn man die Sensibilität auf die Weise prüft, wie WOLFF, der mit einer Pinzette die Extremität festklemmte. Bei dieser Prüfung wird die mechanische Erschütterung der Extremität allzuleicht auf das ganze Tier fortgepflanzt, so daß eine darauffolgende Reaktion recht wenig beweisend ist. Es ist also wohl kaum zu weit gegangen, wenn ich vermute, daß die Annahme WOLFFs, daß seine Versuchstiere in der regenerierten Extremität Sensibilität aufwiesen, zum großen Teil auf einer Täuschung beruhe."

Diese Darlegung GOLDSTEINs beweist, daß dieser Autor bis zu dem Zeitpunkt, wo er dieses schrieb, noch niemals eine Sensibilitätsprüfung an einem Triton vorgenommen hatte; denn sonst wüßte er, daß auch bei einem normalen Tier die Reaktion nicht als eine isolierte Abwehrbewegung der gereizten Extremität erfolgt, sondern daß das an der Extremität gereizte Tier als Ganzes davonzulaufen pflegt. Im vorliegenden Fall bliebe aber vor allem zu erklären, weshalb in der ersten Zeit nach der Operation das Tier auf die Reizung mit der Pinzette nicht reagiert hatte, diese Reaktion vielmehr erst später sich einstellte. In seinem Kampfeseifer scheint GOLDSTEIN daran gar nicht gedacht zu haben. Und selbst wenn es nicht möglich gewesen wäre, die Sensibilität zu prüfen: die zurückgekehrte Motilität hatte doch, wenigstens für diejenigen Fälle, in welchen sie sich eingestellt hatte, zur Evidenz gezeigt, daß auch eine in dieser Weise vom nervösen Zentrum getrennte Gliedmaße ihre nervöse Verbindung wieder erhalten kann. Dieser Tatsache gegenüber sucht sich GOLDSTEIN dadurch zu helfen, daß er auf die von mir dargelegte Ungleichheit in bezug auf die verschiedenen nervösen Funktionen hinweist, wobei er aber vollständig übersieht, daß es sich ja ganz ausschließlich um die einzige Frage handelt, ob bei denjenigen Tieren, bei denen ein, wenn auch mißbildetes Regenerat aufgetreten war, die nervöse Verbindung mit dem Zentralorgan vollständig unterbrochen geblieben ist. Er unterläßt ferner, die Frage zu stellen: wenn das Nervensystem keinen Einfluß ausgeübt hat, worauf ist denn dann die Hemmung, das Ausbleiben der Regeneration und die unvollkommene Regenerationsbildung zurückzuführen? Diese Frage, die Hauptfrage, um die es sich bei der ganzen Sache handelt, hat GOLDSTEIN über seiner Polemik vollständig vergessen. Es bliebe auch nur die Möglichkeit übrig, die regenerativen Ausfallserscheinungen auf das Fehlen des funktionellen Reizes in der gelähmten Extremität zurückzuführen, was aber, wie ich schon vorher gezeigt hatte, insbesondere gegenüber dem normal verlaufenden Regenerationsprozeß bei Tieren mit nur ausgeräumtem Rückenmark nicht möglich ist. Welche Ursache war es also gewesen, durch welche bei den Tieren mit exzidierter Wirbelsäule der Regenerationsprozeß in so unzweideutiger Weise beeinflußt worden ist, wenn man dem Ausfall der nervösen Verbindung keinen Einfluß zutraut?

In der allerjüngsten Zeit hat die Deutung meiner Experimente einen weiteren Gegner gefunden in GOLDFARB[1]), dessen Polemik von derjenigen GOLDSTEINs sich dadurch unterscheidet, daß er wenigstens meine Versuche nachgemacht hat. Er wiederholte zunächst meinen Versuch, den in Frage kommenden Teil des

1) A. J. GOLDFARB, The influence of the nervous system in Regeneration. The Journal of experimental Zoölogy, Vol. 7, No. 4.

Rückenmarkskanales auszuräumen, mit dem Unterschiede, daß er statt der von mir verwendeten Laubsäge sich einer feinen Nadel oder eines dünnen Glasröhrchens oder eines zahnärztlichen, zum Ausräumen der Pulpa dienenden Instrumentes (pulp-canal cleanser) bediente. Die motorisch gelähmte und abgeschnittene hintere Extremität wurde regeneriert wie bei meinen Versuchen („the legs regenerated in the total absence of motor innervation“ [1]). Die Spinalganglien waren auf diese Weise nicht zerstört worden, und GOLDFARB glaubt sogar, histologisch die sensibeln von den motorischen Fasern des operierten Beines unterscheiden zu können, indem nach seiner Auffassung der Degenerationsprozeß sich nur auf die motorischen Fasern erstreckte. Sind GOLDFARBs Beobachtungen richtig, so hat er also nur meine Angaben bestätigt.

Eine Differenz besteht nur in unseren beiderseitigen Befunden bezüglich des Gehaltes der regenerierten Extremitäten an Nervenfasern. GOLDFARB hat in solchen Fällen „keine Spur von Nervenfasern im regenerierten Teile des Beines gefunden“. Dieser negative Befund beruht aber ganz sicher auf Irrtum [2]). Ich habe seinerzeit mit voller Sicherheit nachweisen können, daß in solchen Fällen die regenerierten Füße Nervenfasern enthalten. Schon diese Tatsache machte es ja von vornherein wahrscheinlich, daß die Extremität nicht völlig von nervösen Zentren losgelöst war. Ob diese regenerierten Nerven sensible oder motorische Fasern waren, hatte ich ihnen allerdings nicht angesehen, ich hatte nur schließen können, daß ihre Regeneration durch nervöse, von den erhalten gebliebenen Spinalganglien herrührende Reize hervorgerufen war.

Genau wie dies früher von meiner Seite geschah, erkannte GOLDFARB nun die Notwendigkeit, nicht nur das Rückenmark, sondern auch die Spinalganglien zu zerstören. Meine Methode, das ganze in Frage kommende Stück der Wirbelsäule zu entfernen, führte ihn nicht zum Ziel, weil seine derart operierten Tiere alle zugrunde gingen. Er machte deshalb einen Einschnitt auf der einen Seite der Beckenregion, suchte die Nerven zentralwärts zu verfolgen, „and after destroying the protecting bone with a broach or hot needle, scrape the contents most thoroughly“ [3]). Auf diese Art hoffte er die Spinalganglien isoliert entfernen zu können. Bei manchen Tieren wurden hierbei auch Teile des Rückenmarks entfernt, ob absichtlich oder unabsichtlich, ist mir nicht ganz klar geworden.

Die nunmehr auftretenden Lähmungserscheinungen waren bei verschiedenen Tieren verschiedene. In einigen Fällen, von denen GOLDFARB annimmt, daß

---

1) l. c. p. 653.

2) In einer demnächst erscheinenden Arbeit wird WALTER auf die speziell anatomische Seite der GOLDFARBschen Arbeit näher eingehen.

3) p. 663.

nicht alle Plexusnerven durchschnitten worden waren, kehrte die motorische Funktion nach wenigen Tagen wieder zurück. In anderen Fällen, bei denen eine Durchschneidung aller Plexusnerven angenommen wird, wurde die Extremität erst nach 30 oder 60 Tagen beweglich. Bei einer weiteren Gruppe von Tieren glaubte der Verfasser eine sensible Lähmung der Extremität feststellen zu können, „sogar wenn die motorischen Nerven intakt waren". Das Ergebnis war: „wenn genügend Zeit gegeben war, regenerierten beide Hinterbeine, das operierte beträchtlich langsamer als das anderseitige".

Wenn unter diesen Fällen wirklich solche gewesen wären, bei welchen die völlige Unterbrechung der nervösen Verbindungen sichergestellt war, so würde dies allerdings beweisen, daß die Regeneration der hintern Extremität ohne nervösen Einfluß zustande kommt. Aber wie steht es mit den von GOLDFARB mitgeteilten Einzelfällen?

Als erster Fall wird folgender mitgeteilt: „No. 12. 57. Am 39. Tage nach der Operation (damit ist die Amputation gemeint) war das rechte Bein um 2 mm gewachsen. Zehen waren nicht entwickelt; das linke Bein zeigte äußerlich keine Regeneration. Es war während der ganzen Versuchsdauer gelähmt. Serienschnitte beweisen, daß die drei Spinalganglien des Plexus auf der linken Seite des Tieres gänzlich zerstört waren. Nicht eine einzige Ganglienzelle konnte gefunden werden. Die zerbrochene knöcherne Kapsel war leer, bezw. sie enthielt nur Pigment- und wenige Bindegewebszellen. Das Rückenmark war auch in dieser Gegend verletzt worden. Die Faserschicht entlang dem Plexus (the fibrous layer throughout the plexus) war degeneriert und das Rückenmark war zusammengeschrumpft zu ungefähr der Hälfte seines typischen Kalibers. Das Lumen ist unregelmäßig und exzentrisch. Was die Plexusnerven betrifft, so war nicht genug Zeit verflossen zur Degeneration der Fasern, ausgenommen nahe dem amputierten rechten Ende der Extremität. Beim linken Bein waren die Nerven, wie zu erwarten war, stärker degeneriert und einem völligen Zerfall nahe. In diesem Fall konnten keine sensiblen und wahrscheinlich auch keine motorischen Erregungen das amputierte Ende des Beins erreichen. Unglücklicherweise stand nicht genügend Zeit zur Verfügung, um sicherzustellen, ob das operierte Glied unter diesen Umständen regenerieren konnte oder nicht[1]). Im Innern des Beines hatte sich nur eine Knorpelkappe um das Bruchende des Knochenschaftes gebildet. Die Hauptfrage ist so unbeantwortet geblieben."[1])

1) Von mir gesperrt.

Weshalb wird dann dieser Fall überhaupt mitgeteilt? Offenbar nur deshalb, weil kein besserer zur Verfügung stand. Denn mit den andern Beispielen steht es noch ungünstiger.

„Bei andern Fällen waren, obwohl drei oder mehrere Ganglien total zerstört waren, nur zwei derselben Plexusganglien", und der Verfasser gelangt schließlich zu folgendem Schlußergebnis:

„Unglücklicherweise waren in allen Fällen, in denen wenigstens die drei Plexusganglien zerstört worden waren, die Tiere getötet worden, bevor eine genügende Frist verstrichen war, um zu bestimmen, ob Regeneration stattfinden könne." „All that the evidence warrants is the conclusion that the removal of the major part of the sensory stimuli, with or without the destruction of the motor stimuli, does not inhibit regeneration of the legs."

Hierauf kann nur gefragt werden: weshalb hat der Verfasser seine Versuche nicht von vorn angefangen und die Tiere länger leben lassen? Keinesfalls durfte er daraufhin den Satz aussprechen: „wenn genügend Zeit gegeben war, regenerierten beide Hinterbeine". Das durfte er erst sagen, nachdem er genügend Zeit gegeben hatte.

Ich hätte eigentlich nicht nötig gehabt, die Hinfälligkeit der von GOLDSTEIN und GOLDFARB unternommenen Polemik darzutun. Denn die Richtigkeit meiner früheren Ableitungen hat sich durch das Ergebnis meiner nunmehr acht Jahre hindurch fortgesetzten Versuche vollkommen bestätigt. Vor allem konnte ich inzwischen mit einer Sicherheit, gegen welche auch nicht der Schatten eines Einwandes mehr möglich ist, die Abhängigkeit des Regenerationsprozesses von einem nervösen Einfluß bestätigen. Günstig war dabei der Umstand, daß mir seit dem Jahre 1902 fast alle Tiere, denen ich in der beschriebenen Weise ein Stück der Wirbelsäule herausgeschnitten habe, am Leben blieben. Ich bin zwar nicht imstande, etwas auszusagen über Natur und Aetiologie jener ödematösen Krankheit, die fast alle bis zum Jahre 1902 in dieser Weise operierten Tiere zugrunde gehen ließ, und ich habe auch keinen Anhaltspunkt dafür, welchem Umstande ich die seither eingetretenen besseren Operationsresultate verdanke. Ich kann nur die Tatsache verzeichnen, daß mir im Laufe der letzten acht Jahre fast alle Tiere längere Zeit, oft mehrere Jahre, erhalten geblieben sind, und daß ein Tier, das ich im März 1902 operiert hatte, heute noch lebt, während drei andere, am gleichen Tage operierte, erst vor einigen Monaten zugrunde gegangen sind.

War also in bezug auf die Mortalität eine auffallende und schwer erklärliche Besserung eingetreten, so ist auf der andern Seite das experimentelle Resultat ein noch viel bestimmteres, als bei meinen früheren Experimenten. Bei allen

denjenigen Tieren, die ich seither operiert habe, ist eine Regeneration der abgeschnittenen hinteren Extremität unterblieben. Ich vermute, daß ich durch die längere Uebung eine größere Sicherheit in dieser Operation erlangt habe, dergestalt, daß es mir gelingt, das Wirbelsäulenstück in einer Weise zu entfernen, welche für längere Zeit eine Wiederherstellung der nervösen Verbindung ausschließt. Meine Versuche, die ich im Verlaufe der letzten Jahre immer aufs neue wiederholt habe, verliefen jetzt regelmäßig in folgender typischen Weise. Zuerst wird die Wirbelsäulenextraktion gemacht, dann werden die hinteren Extremitäten abgeschnitten. Es wird also nicht mehr ein Regenerationsprozeß eingeleitet und dann erst die Rückenmarksoperation vorgenommen. Die Wundheilung erfolgt sowohl am Rumpf wie an der Extremität in glatter Weise. Der Extremitätenstumpf heilt zu, es bildet sich eine normale Narbe, aber jeder Regenerationsprozeß unterbleibt. Die Funktion der Blase ist meistens gestört, so daß der Urin regelmäßig durch Druck entleert werden muß. Wird dies öfters längere Zeit unterlassen, so bildet sich infolge der Urinretention eine hochgradige Blasenerweiterung, die dem Tier eine ganz ungeheuerliche Form verleiht, die aber dann bei wieder eintretender geordneter Pflege keinen bleibenden Nachteil zurückläßt. Der vernarbte Extremitätenstumpf bleibt lange Zeit, oft mehrere Monate, motorisch und sensibel völlig gelähmt, aber schließlich tritt die nervöse Verbindung doch wieder ein. Das Wiedererwachen der, wenn auch sehr herabgesetzten, spontanen Beweglichkeit ist ja ohne weiteres sichtbar. Die wieder eingetretene Sensibilität ist mit meinem früher geschilderten Pinzettenversuch ebenfalls mit absoluter Sicherheit festzustellen. Während man früher die Extremität des ruhenden Tieres mit der Pinzette kneifen konnte, ohne daß man das Tier dadurch in seiner Ruhe störte, zeigt sich später eine deutliche Reaktion, indem es beim Druck der Pinzette aufschreckt, sich zu wehren und zu entweichen sucht. Eine nervöse Verbindung hat sich also auch bei diesen Tieren, wenn auch bedeutend später als bei meinen ersten Experimenten, wieder eingestellt. Eine Regeneration ist aber trotzdem unterblieben.

Wie sind diese Ergebnisse nun zu erklären, und sind sie mit meinen früheren Resultaten in Einklang zu bringen? War eine nervöse Verbindung der Extremität mit dem Zentralnervensystem wieder gewonnen, so war es gegenüber meinen früheren Resultaten auffallend, daß neben der sensiblen und motorischen Funktion nicht auch der regenerative Faktor sich wieder geltend machte. Eine Erklärung war vielleicht in dem Umstand zu suchen, daß bei meinen späteren Experimenten die nervöse Verbindung zweifellos viel länger unterbrochen war, als bei meinen früheren Operationen, die offenbar noch nicht vollständig genug gewesen waren. Inzwischen konnte die Narbe des verheilten Extremitäten-

stumpfes eine derart definitive Gestalt gewonnen haben, daß auch beim schließlichen Wiedereintreten eines nervösen Entwicklungsreizes der regenerative Prozeß nicht mehr in Gang gebracht werden konnte. An diese Möglichkeit konnte man wenigstens denken, und sie konnte experimentell geprüft werden. Man brauchte ja nur bei einem Tier, bei welchem trotz teilweise zurückgekehrter Sensibilität und Motilität ein Regenerationsprozeß sich nicht eingestellt hatte, das distale Ende des Extremitätenstumpfes abermals abzuschneiden. Nunmehr waren ja wieder alle Bedingungen zum Eintritt eines regenerativen Prozesses gegeben; wenn meine früheren Ueberlegungen richtig waren, so mußte nunmehr der Regenerationsprozeß wieder in Gang kommen.

Dieses Experiment habe ich seitdem sehr häufig gemacht, immer mit dem nämlichen Resultate. Extremitäten, die jahrelang keinen Fuß mehr, sondern nur am Stumpf ein festes Narbengewebe gebildet hatten, zeigten, wenn das Ende des Stumpfes abermals entfernt worden war, wieder regenerative Erscheinungen. Aber auch hier bildeten sich regelmäßig Mißbildungen. Niemals war die normale Zehenzahl vorhanden; die höchste Zehenzahl war 3, die niedrigste 1. Nunmehr erhob sich die weitere Frage: Wovon hängt es ab, welcher Grad von Mißbildung bei dem regenerativen Gebilde sich einstellt? Ist dieses Resultat ein rein zufälliges und wechselndes oder hängt es ab von den nunmehr gegebenen nervösen Leitungsverhältnissen?

Die daraufhin gerichtete Untersuchung ergab, daß, wenn die regenerative Mißbildung abermals abgeschnitten wurde, jedesmal aufs neue genau die nämliche Mißbildung sich wieder einstellte; war zuerst ein dreizehiger Fuß aufgetreten, so erschien als Regenerat abermals ein dreizehiger, war es nur ein zweizehiger gewesen, so erschien wieder ein Fuß mit nur zwei Zehen. Bei mehreren Tieren habe ich bis zu vier Malen die regenerierte Mißbildung wieder abgeschnitten, immer mit dem Ergebnis, daß nunmehr regelmäßig die nämliche Mißbildung sich wieder einstellte.

Das eben erwähnte, noch lebende Tier ist im März 1902 operiert worden. Seinen momentanen Zustand gibt die nebenstehende Photographie wieder. Beide Hinterbeine zeigten drei Jahre lang keine Regeneration. Am rechten Bein besteht dieser Zustand noch immer. Am linken Bein wurde drei Jahre nach der Operation der distale Stumpf abgeschnitten. Bald darauf setzte ein Regenerationsprozeß ein, der zur Produktion einer zweizehigen Mißbildung führte. Diese

wurde in den darauffolgenden fünf Jahren dreimal wieder abgeschnitten und jedesmal in genau der nämlichen Weise regeneriert. Würde der rechte Stumpf abgeschnitten, so würde sich zweifellos ein mißbildeter Fuß regenerieren.

Schöner und eleganter kann der Nachweis eines nervösen Faktors für das Zustandekommen des regenerativen Prozesses wohl kaum verlangt werden. Und es ist jetzt vielleicht möglich, einen Gedanken, den ich früher nur anzudeuten wagte, mit etwas größerer Bestimmtheit ins Auge zu fassen, und die Frage zu stellen, ob wir berechtigt sind, auf besondere nervöse Bahnen zu schließen, auf denen die morphogenetischen Reize dem Regenerationsfelde zugeführt werden. Die regelmäßige Wiederkehr immer der gleichen Art regenerativer Mißbildung deutet ja mit Bestimmtheit darauf hin, daß bei diesen Tieren eine bestimmte stationäre Gestaltung der entwicklungsphysiologischen Bedingungen sich hergestellt hat, die immer wieder zu dem gleichen Ergebnis führen muß.

Ich betone besonders: nur für die Regeneration der hinteren Extremität von Triton cristatus, aber für diese mit voller Sicherheit, ist die Abhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem bewiesen. Daß für alle Regenerationsprozesse ein nervöser Reiz notwendig ist, ist nicht nur unbewiesen, sondern unwahrscheinlich. Ich habe mich z. B. durch zahlreiche Versuche überzeugt, daß die Regeneration der Linse ohne nervösen Einfluß erfolgt, was leicht begreiflich ist, da das Irisepithel, aus dem die Linse sich regeneriert, ebensowenig Nerven hat, wie die Linse selbst. Ob andere Organe, ob selbst die vordere Extremität oder der Schwanz zur Regeneration nervöse Einflüsse nötig hat, darüber können meine Versuche nichts aussagen.

Ich will hier gleich beifügen, daß auch durch Fernhaltung anderer innerer Reize die Regeneration gestört bezw. Mißbildung erzielt werden kann. WALTER hat in meinem Laboratorium eingehende Versuche angestellt über die Frage, ob die Tätigkeit der Schilddrüse einen Einfluß auf Regenerationsvorgänge hat. Daß auf die Regeneration der Nerven die Tätigkeit der Schilddrüse einen wesentlichen Einfluß ausübt, konnte WALTER bei Kaninchen mit Sicherheit nachweisen [1]). Daß bei Tritonen die Regeneration der Extremitäten abhängig ist von der Tätigkeit der Schilddrüse, und daß nach Entfernung der letzteren die abgeschnittenen Extremitäten ebenfalls in mißbildeter Weise sich regenerieren, konnte WALTER in einer demnächst zur Veröffentlichung kommenden Untersuchung zeigen. Es liegt daher der Gedanke nahe, daß der Einfluß der Schilddrüse auf die Regeneration der Extremität ein indirekter ist: der Wegfall der Schilddrüsenfunktion

1) F. K. WALTER, Ueber den Einfluß der Schilddrüse auf die Regeneration der peripheren markhaltigen Nerven. Zeitschr. f. Nervenheilkunde, Bd. 38, p. 1 ff.

hemmt die Regeneration der Nerven, und in Abhängigkeit von dieser Störung kommt es zur Mißbildung des ganzen Regenerates. Bewiesen ist ein solcher Zusammenhang natürlich noch nicht, doch wird die angekündigte Arbeit von WALTER noch weitere Tatsachen zur Stütze dieser Annahme beibringen.

Zum Schluß habe ich nun noch eine hochinteressante historische Mitteilung zu machen. In dem früher von mir gegebenen und in der Einleitung der vorliegenden Abhandlung zusammengefaßten Ueberblick über die Untersuchungen, welche ältere Autoren bezüglich der Frage nach einem Zusammenhang zwischen der Funktion des Nervensystems und Entwicklungsvorgängen angestellt haben, sind nur Forschungen aufgezählt, welche auf Grund des Studiums von Mißbildungen zu der Annahme eines morphogenetischen Einflusses des Nervensystems gelangt waren. Inzwischen habe ich aber entdeckt, daß die erste, unsere Frage behandelnde Untersuchung nicht die im Jahre 1824 erschienene Arbeit von TIEDEMANN gewesen ist, sondern daß schon ein Jahr früher von einem englischen Forscher die gleiche Frage gestellt und, nicht durch das Studium von Mißbildungen, sondern durch experimentelle Untersuchung zu entscheiden versucht wurde, und zwar schon in ganz ähnlicher Weise und an dem nämlichen Objekt, wie ich achtzig Jahre später, ohne diese ältere Untersuchung zu kennen, meine Versuche vorgenommen habe.

Im Jahre 1823 erschien eine Arbeit von TWEEDY JOHN TODD: On the Process of Reproduction of the Members of the Aquatic Salamander [1]). Diese Abhandlung enthält folgende Stelle:

„If the sciatic nerve be intersected at the time of amputation, that part of the stump below the section of the nerve mortifies, reproduction following the cicatrix in the usual manner. If the division of the nerve be made after the healing of the stump, reproduction is either retarded or entirely prevented. And if the nerve be divided after reproduction has commenced, or considerably advanced, the new growth either remains stationary, or it wastes, becomes shrivelled and shapeless, or entirely disappears. This derangement cannot, in my opinion, be fairly attributed to the vascular derangement induced in the limb by the wound of the division, but must arise from something peculiar in the influence of the nerve. I must, however, observe the same uniform influence was not observed in every part. The intersection of the spinal marrow at the origin of the tail had no power of checking its reproduction." [2])

1) The Quarterly Journal of Science, Litterature, and the Arts, Vol. 16, p. 84 f.
2) l. c. p. 91 f.

Diese Arbeit von Todd ist offenbar gänzlich unbekannt geblieben und hat auf den Lauf der weiteren Forschung leider gar keinen Einfluß ausgeübt, obwohl hier schon die richtige Frage gestellt und der allein erfolgversprechende Weg des Experimentes eingeschlagen worden war. Todds Bericht trägt allerdings nur den Charakter einer vorläufigen Mitteilung, da die Angaben viel zu summarisch sind, um als genügende Begründung des vom Verfasser angenommenen Tatbestandes gelten zu können. So hat für uns die Angabe von Todd in erster Linie historisches Interesse, und es ist sehr zu bedauern, daß dieser Autor seine Untersuchung nicht weitergeführt, und daß der weitere Gang der Forschung gar keine Rücksicht auf diese Untersuchung genommen hat.

VI.

# Notizen

über die

# Erhaltung des Körpergleichgewichts schwimmender Tiere.

Von

Albrecht Bethe,
Straßburg.

Mit 10 Textfiguren.

Wenn man von einem schwimmenden Tier sagt, es erhalte sein Gleichgewicht, so meint man damit in der Regel nicht „Gleichgewicht" im Sinne der Mechanik, wo unter Gleichgewicht eine Ruhelage verstanden wird [1]). Physiologisch spricht man auch dann von Gleichgewicht, wenn das Tier sich aktiv (oder auch passiv) in bezug auf seine Umgebung bewegt, dabei aber eine bestimmte Lage zum Horizont aufrecht erhält. Diese physiologische Gleichgewichtslage kann rein automatisch erhalten werden, wenn z. B. die untere Hälfte des Körpers wesentlich schwerer ist als die obere [2]) und der Angriffspunkt der lokomotorischen Kraft so gelegen ist, daß durch das Inkrafttreten derselben ein Drehmoment nicht gegeben wird. In einfachster Weise wird dieser Bedingung genügt, wenn die Resultante aller Reibungswiderstände der Flüssigkeit (in der Richtung, in welcher die Bewegung stattfindet) durch den Schwerpunkt geht. Dies ist z. B. bei den meisten Medusen (und auch bei vielen Ctenophoren und manchen Salpen) der Fall. Das Manubrium und die Subumbrella sind nämlich spezifisch schwerer als die Gallerte der Umbrella (Fig. 1). Infolgedessen schwebt das sich selbst überlassene Tier mit senkrecht gerichteter Radiärachse. Die lokomotorische Kraft greift in der Richtung der Radiärachse an ($B$) und die Resultante aller Widerstände in dieser Bewegungsrichtung ($RW$) geht durch die Radiärachse selber, in welcher auch der Schwerpunkt des Systems ($S_2$) und der verdrängten Wassermasse ($S_1$) gelegen ist. Eine Aenderung der Achsenlage könnte also nur durch äußere Gewalt oder durch Aenderung in der Symmetrie der widerstandleistenden Flächen oder der bewegenden Kräfte herbeigeführt werden.

Etwas anders liegen die Verhältnisse, wenn die lokomotorische Kraft nicht in vertikaler Richtung angreift. Betrachten wir einen zigarrenförmigen Körper, welcher an einer Längsseite, die nun zur Unterseite wird, spezifisch schwerer ist

---

1) Ueber die Bedingungen des Gleichgewichts in Wasser schwimmender und schwebender Körper siehe das Kapitel Hydrostatik in den größeren Lehr- und Handbüchern der Physik.

2) Besonders wenn die Oberseite spezifisch leichter als die Flüssigkeit ist, also Auftrieb hat, während die Unterseite spezifisch schwerer ist, also Abtrieb hat. Es genügt aber, daß überhaupt der Schwerpunkt des Systems unter dem der verdrängten Wassermasse liegt.

als die übrigen Teile (Fig. 2)[1]). Die lokomotorische Kraft ($P_1$) greife in der Hauptachse an, welche durch den Schwerpunkt der verdrängten Flüssigkeitsmasse ($S_1$), aber nicht durch den Schwerpunkt des Systems ($S_2$) geht. Besteht bereits gleichmäßige Geschwindigkeit in horizontaler Richtung und bei horizontaler Achsenlage, so wird diese auch beibehalten. Ist aber noch keine gleichmäßige Geschwindigkeit vorhanden (also am Anfang der Lokomotion und so lange überhaupt Beschleunigung herrscht), so wird eine Aenderung der Achsenrichtung (Neigung des Vorderendes nach unten) eintreten. — Lassen wir andererseits die lokomotorische Kraft ($P_2$) im Schwerpunkt des Systems ($S_2$) angreifen, so wird dem System durch die Widerstände ein Drehmoment erteilt, aber in entgegengesetzter Richtung (Vorderende nach oben). Damit bei unserem Körper eine Aenderung der Achsenrichtung bei der Bewegung verhindert wird, muß die lokomotorische Kraft

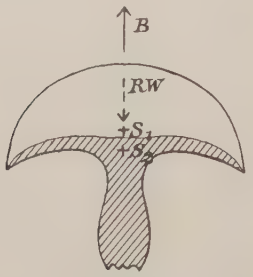



Fig. 1.

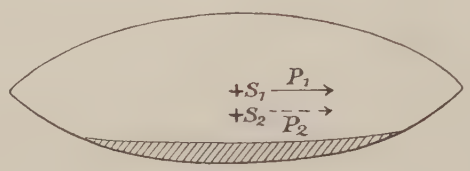



Fig. 2.

Fig. 1. $B$ Bewegungsrichtung. $RW$ Resultante der Widerstände. $S_1$ Schwerpunkt der verdrängten Wassermasse. $S_2$ Schwerpunkt des Systems. Schraffiert sind die spezifisch schweren Teile.

Fig. 2. $S_1$ Schwerpunkt der verdrängten Wassermasse. $S_2$ Schwerpunkt des Systems. $P_1$ Lokomotorische Kraft angreifend in $S_1$. $P_2$ Lokomotorische Kraft angreifend in $S_2$. Schraffiert sind die spezifisch schweren Teile.

zwischen dem „Widerstandsmittelpunkt" (der hier mit dem Schwerpunkt der verdrängten Wassermasse zusammenfällt) und dem Schwerpunkt des Systems angreifen, so lange Beschleunigung vorhanden; mit dem Eintritt gleichmäßiger Geschwindigkeit muß aber der Angriffspunkt der Kraft allmählich in den ersteren heraufrücken. Es wäre also hier eine Regulation nötig. Diese wird vermieden, wenn die Gestalt eines Rotationskörpers verlassen wird und die widerstandleistenden Flächen so angeordnet werden, daß ihre Resultante durch den Schwerpunkt des Systems und durch den Angriffspunkt der lokomotorischen Kraft geht. In der Tat spricht die Gestalt mancher Tiere dafür, daß dieses Prinzip in der Natur Anwendung gefunden hat.

Greift aber die lokomotorische Kraft in anderer Weise an, so werden auch unter den angenommenen Bedingungen Steuervorrichtungen in Kraft treten

1) Die hier folgenden Betrachtungen sind der Unterseeboottechnik entlehnt.

müssen, wenn eine bestimmte Lage zum Horizont beibehalten werden soll [1]). Diese Steuervorrichtungen werden aber nur dann in vollkommen zweckentsprechender Weise benutzt werden können, wenn sie unter der Herrschaft eines Sinnesorganes stehen, das von der Erdschwere oder einer anderen richtenden Kraft (z. B. Licht von bestimmter Einfallsrichtung) beeinflußt wird und so Beziehungen zu einer Hauptrichtung vermittelt.

Schwieriger werden noch die Verhältnisse, sowie es sich um Körper handelt, bei welchen sich kein Teil im spezifischen Gewicht wesentlich von den übrigen unterscheidet. Auch hier kann [2]) eine bestimmte, physiologische Gleichgewichtslage rein automatisch aufrecht erhalten werden, wenn die Bewegungsrichtung des Körpers im positiven oder negativen Sinne mit der Richtung der Schwerkraft zusammenfällt. Sind nämlich an dem Körper Flächen vorhanden, welche der Flüssigkeit einen verschiedenen Widerstand darbieten, so wird er sich beim freien Fall in der Flüssigkeit (wenn er spezifisch schwerer ist als dieselbe) so einstellen, daß die Flächen geringsten Widerstandes in der Bewegungsrichtung gelegen sind. Es fällt z. B. ein Kegel im Wasser mit der Spitze nach unten gerichtet. Ist der Körper leichter als die Flüssigkeit, so ist umgekehrt das Minimum des Widerstandes beim Aufsteigen nach oben gerichtet [3]). Aktive Bewegungen, die im gleichen Sinne wie die Schwere wirksam sind, vermehren die Stabilität der Lage; aktive Bewegungen im entgegengesetzten Sinne heben die Orientierung auf. Treiben die aktiven Bewegungen (z. B. Ruderbewegungen mit Beinen oder Flossen) den Körper in horizontaler Richtung, so ist die automatische Orientierung in dem angegebenen Sinn theoretisch zwar nicht verändert, praktisch aber zum mindesten stark vermindert. Bei sehr exakter Ausführung solcher in horizontaler Richtung erfolgender Bewegungen kann natürlich die von der Ruhelage (d. h. dem ruhigen Sichsinken- oder Sichaufsteigenlassen) herstammende physiologische Gleichgewichtslage eine Zeitlang beibehalten werden; schließlich werden aber immer Abweichungen von der Orientierung zu standekommen müssen, falls kein spezifisches Gleichgewichtsorgan vorhanden ist. Nur dadurch, daß hin und wieder Pausen in der aktiven Bewegung auftreten, in denen der Körper während des Absinkens oder Aufsteigens sich wieder gemäß dem Minimum des Widerstandes

1) Außerordentlich kompliziert werden die Bedingungen, sowie besondere widerstandleistende Flächen (Flossen, „Segel“ etc.) vorhanden sind, welche nicht parallel zur Bewegungsrichtung stehen. Wie wenig die Verhältnisse bei nicht ganz einfach gebauten Körpern zu übersehen sind, geht aus der Entwicklung der Flugtechnik hervor, wo man Grundsätze, die noch vor 10 Jahren allgemein anerkannt wurden, ganz hat fallen lassen und wo man sich zurzeit vorwiegend von empirischen Gesichtspunkten bei Lösung des Stabilitätsproblems leiten läßt.

2) Bethe, Biolog. Centralbl., Bd. 14, 1894, p. 99 u. 106—109. (Die damals gegebenen physikalischen Betrachtungen enthalten mehrere Fehler, die aber am Gesamtresultat nichts ändern.)

3) Ist das spezifische Gewicht des Körpers gleich dem der Flüssigkeit, so nimmt er jede beliebige Lage an.

einstellt, nur dadurch wird eine halbwegs konsequente Beziehung in den Bewegungen des Tieres in bezug auf den Horizont aufrecht erhalten werden können. Eine solche Beziehung zum Horizont, resp. zu oben und unten, ist aber aus ökologischen Gründen für fast alle Wassertiere notwendig.

Ich habe vor einer Reihe von Jahren [1]) mich mit der Frage beschäftigt, wie diejenigen Tiere, denen spezifische Gleichgewichtsorgane nach unserem bisherigen Wissen fehlen, ihre Beziehungen zum Horizont, mit anderen Worten ihre Orientierung im Raum, ermöglichen. Dabei hat sich ergeben, daß bei einer Anzahl derartiger Tiere die Verteilung von Substanzen von verschiedenem spezifischen Gewicht allein in diesem Sinne wirkt (z. B. Wasserkäfer). Bei anderen zeigte sich aber der Körper in bezug auf das spezifische Gewicht als annähernd homogen. Für viele derselben konnte es sehr wahrscheinlich gemacht werden, daß die während des ruhigen Absinkens oder Aufsteigens mechanisch durch die Widerstandsverhältnisse gegebenen Gleichgewichtslagen die Ausgangsrichtung für alle bestimmtgerichteten Lokomotionen angeben (Daphniden, Branchipus, Idotea etc.). Maßgebend für diese Ansicht war, daß die genannten Tiere erstens während aktiver Bewegungen diejenige Lage im großen und ganzen beibehalten, die sie beim ruhigen Absinken einnehmen, daß sie zweitens sich bei Drehung des Gefäßes, in dem sie sich befinden, passiv verhalten und keine bestimmt gerichteten Bewegungen machen, um die alte Orientierung aktiv wiederzugewinnen, und daß sie drittens in spezifisch schwereres Wasser gebracht (wenn dieser Versuch technisch ausführbar war) in umgekehrter Lage schwammen als vorher. Nach alledem war anzunehmen, daß lediglich die Gravitation im Verein mit Widerstandsverhältnissen die Orientierung im Raum — und zwar ganz passiv — bewirkt.

Bei einem Aufenthalt in Neapel (1898) habe ich noch eine Anzahl von Tieren gefunden, die sich wie die früher genannten verhalten: Nebalia, Phrosina semilunata und Sphaeroma serratum und einige andere nicht bestimmte statocystenlose Arthropoden. Wie die meisten früher beobachteten Vertreter dieser Art passiver Orientierung schwimmen sie im freien Wasser auf dem Rücken und sinken in dieser Lage im lebenden wie im toten Zustande zu Boden. Dies entspricht der Tatsache, daß der konvex gekrümmte, glatte Rücken dem Wasser viel weniger Reibungswiderstand bietet als die Beine. Die Schwimmbewegungen treten nun ausgesprochen periodisch auf. Dabei geht gegen Schluß der Periode häufig die Orientierung mehr und mehr verloren und wird während der kurzen Pause bei dem nun eintretenden passiven Sinken vollständig wiedergewonnen. Dreht man das Gefäß, in dem die Tiere schwimmen, während der Bewegungs-

1) Biolog. Centralbl., Bd. 14, 1894, S. 95.

periode langsam um 90 oder 180 Grad herum, so machen sie diese Bewegung zunächst passiv mit, d. h. sie schwimmen jetzt mit mehr oder weniger nach der Seite oder nach oben gerichtetem Rücken. Sehr langsam und meist erst bei der nächsten Pause gewinnt das Tier seine normale Lage (mit dem Rücken nach unten) vollständig wieder [1]).

Unter den untersuchten Arthropodenarten ohne Statocysten fanden sich aber zwei (der Amphipode Cirolana hirlipes und ein kleiner Gamaride), welche, obwohl sie beim Schwimmen dieselbe Körperhaltung einnehmen wie die obengenannten Arten, doch fast immer auf dem Bauch schwimmen. Beim ruhigen Absinken nahmen sie dagegen häufig die Rückenlage ein. Welche richtende Kraft es ihnen ermöglicht bei der aktiven Bewegung die Bauchlage zu gewinnen und gut zu erhalten, konnte nicht eruiert werden. Es wäre auf Grund der Untersuchungen von RADL und W. F. EWALD vielleicht an das Licht zu denken.

Eine nicht uninteressante Anwendung des zuletzt behandelten Prinzips der Orientierung ist mir bei einer Meduse, Aegineta flavescens, begegnet. In den Randkörpern der Medusen erblicken viele Autoren Gleichgewichtsorgane, und es läßt sich in der Tat für manche Arten wahrscheinlich machen, daß sie ein Gleichgewichtsorgan besitzen. So läßt sich z. B. Carmarina hastata eine passive Veränderung ihrer Lage zum Horizont nicht gefallen; sie bringt sich vielmehr sehr schnell durch aktive Glockenbewegungen wieder in die Normallage (Glockenpol nach oben) zurück. Die meisten Medusen überlassen sich aber der passiven Rückdrehung. Es sind nämlich allgemein die Subumbrella, die Tentakeln und das Manubrium (wenn vorhanden) spezifisch schwerer als die Umbrella (siehe oben). Infolgedessen dreht sich der Körper, wenn er aus der Normallage gebracht wird, passiv in diese zurück, falls nicht Schwimmbewegungen ausgeführt werden. Einige Arten hören mit Schwimmbewegungen auf, sowie sie aus der Normallage gebracht werden und überlassen sich ganz der passiven Drehung; und grade dieses Aufhören der Pulsationen, die, wenn symmetrisch, die Rückdrehung beeinträchtigen würden, kann als Beweis dafür angeführt werden, daß ein spezifisches Gleichgewichtsorgan vorhanden ist. Aegineta überläßt sich nun auch fast immer der passiven Drehung, unterstützt dieselbe aber unter Umständen durch Verlagerung widerstandsleistender Flächen, der Tentakeln. Da ein Manubrium bei dieser Art fehlt, so ist das Gleichgewicht auch in der Ruhe nicht sehr stabil und geht durch

1) Beim passiven Absinken liegt die Längsachse des Körpers meist am Vorderende etwas tiefer. Beim Eintreten der Progressivbewegungen kommt aber das Kopfende etwas höher als das Hinterende zu liegen, so daß sich die Tiere vorwärts und zugleich etwas aufwärts bewegen. Es wird diese Verlagerung der Längsachse gegen den Horizont vermutlich durch den größeren Reibungswiderstand der mit Beinen besetzten Ventralseite zu stande kommen. Vorausgesetzt ist dabei, daß die ja nicht im Schwerpunkt angreifende lokomotorische Kraft der Beinbewegungen so reguliert ist, daß sie kein Drehmoment gibt (ähnlich wie beim sogenannten Stechen [einseitiges Rudern]).

Wasserbewegungen und während der Schwimmbewegungen ziemlich leicht verloren. Aegineta gehört nun zu denjenigen Planktontieren, die ein veränderliches spezifisches Gewicht haben: bald sind sie leichter, bald schwerer als das Seewasser; das spezifische Gewicht kann auch in der Gefangenschaft im Lauf von 6—12 Stunden umschlagen. Ist das Tier leichter als das Wasser und dreht man es unter Wasser mit dem Pol nach unten, so läßt es einfach die Tentakeln hängen und dreht sich so passiv durch Zusammenwirken zweier gleichrichtender Drehmomente in die Normallage (Fig. 3) zurück. Das eine wird durch die Verschiedenheiten des spezifischen Gewichts verschiedener Körperteile bewirkt, das andere durch den Auftrieb im Verein mit dem geringeren Widerstand des Glockenpols (gegenüber dem Widerstand der Konkavität und der Tentakeln).

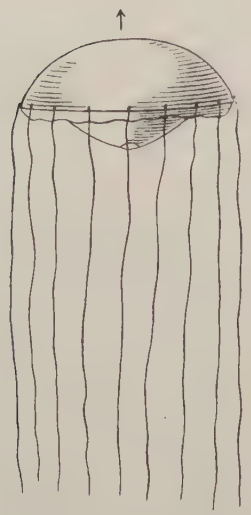


Fig. 3.

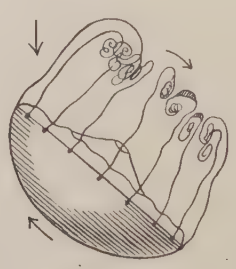


Fig. 4.

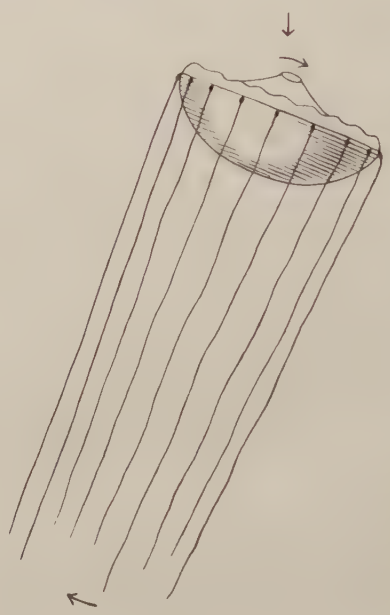


Fig. 5.

Ist das Tier aber spezifisch schwerer als Seewasser und wird es in eine abnorme Lage versetzt, so würde es bei Beibehaltung der gewöhnlichen Tentakelhaltung (Fig. 3) nie in die Normallage zurückgelangen, weil der große Reibungswiderstand der Tentakeln bei weiterem Sinken nach unten das Tier gerade in die der Normallage entgegengesetzte Stellung drehen würde (Glockenpol nach unten). Die spezifisch schwereren Tiere rollen vielmehr (besonders im Uebergangsstadium) die Tentakeln unter der Mundöffnung zusammen, indem sie dieselben gleichzeitig kontrahieren (Fig. 4) oder sie klappen sie nach der Umbrellarseite um (Fig. 5). Der erste Fall bedeutet eine Verminderung des Reibungswiderstandes der Tentakeln mit gleichzeitiger Verkürzung des Hebelarms, an dem der Widerstand angreift. Das

spezifisch schwere Tentakelmaterial kann jetzt gegenüber dem spezifisch leichten Glockenpol eine sehr langsame Rückdrehung in die Normallage bewirken, weil dies Drehmoment nach der Aufrollung der Tentakeln stärker ist als das im entgegengesetzten Sinne wirkende Drehmoment durch den (jetzt verminderten) Reibungswiderstand der Tentakeln. Im Gegensatz hierzu überwiegt beim Zurückschlagen der Tentakeln (Fig. 5) das Drehmoment durch den Reibungswiderstand der langgestreckten Tentakeln dasjenige Drehmoment, welches durch die Verlagerung der Tentakelmasse nach dem Glockenpol gegeben ist, so stark, daß sich die Tiere in dieser Stellung ziemlich schnell in die normale Lage zurückdrehen. Nachdem diese erreicht ist, werden die Tentakeln wieder nach unten geschlagen (Fig. 3). (Die Stellung 2 [Fig. 4] wird bisweilen auch von Tieren, die spezifisch leichter als das Seewasser sind, zum Wiedergewinnen der verlorenen Gleichgewichtslage eingenommen. Dieses Verfahren führt natürlich auch hier zum Ziel.)

Diese Verschiedenheiten im Verhalten bei der Umdrehung, je nachdem das Tier schwerer oder leichter als das umgebende Medium ist, deuten darauf hin, daß ein spezifisches Gleichgewichtsorgan vorhanden ist, welches die zur passiven Drehung notwendigen Aenderungen der Tentakelhaltung auslöst. Es muß sich aber auch mit dem Wechsel des spezifischen Gewichts der ganze Reaktionsmechanismus auf den von eben diesem Rezeptionsorgan zugeleiteten Reiz ändern. Daß dies nicht in prompter Weise geschieht, konnte ich verschiedentlich beobachten. Im Uebergangsstadium von schwer zu leicht sah ich mehrmals, daß Tiere, die schon leichter als das Wasser waren, die Tentakel beim Umdrehversuch noch zurückschlugen (wie wenn sie schwerer wären). Die Folge war, daß sie mit der Subumbrella nach oben zur Oberfläche aufstiegen und von hier nur schwer durch Schwimmbewegungen ins tiefere Wasser zurückgelangen konnten [1]).

Wir haben bisher nur von solchen Tieren gesprochen, bei denen durch mechanische Mittel, die im Bau ihres Körpers gelegen sind, physiologische Gleichgewichtslagen herbeigeführt werden. Die Gleichgewichtserhaltung erfolgt hier, besonders bei körperlicher Ruhe, zum Teil aber auch während der aktiven Progessivbewegungen, rein passiv; sie kann wenigstens rein passiv erfolgen und es scheint, daß diese passive Gleichgewichtserhaltung für die Bedürfnisse vieler Tiere ohne spezifische Gleichgewichtsorgane genügt. Sind Tiere, die mit derartigen Mitteln zur passiven Erhaltung des Gleichgewichts ausgerüstet sind, außerdem auch im Besitz spezifischer Gleichgewichtsorgane, so wird die Lage im Raum von diesen aus noch weiter korrigiert werden und die Bewegungen werden an Exaktheit wesentlich gewinnen. Eine Reihe von Beispielen, besonders aus dem

1) Die Bedingungen für das Auftreten abnormer, d. h. für den augenblicklichen Zustand unzweckmäßiger Umdrehstellungen sind noch genauer zu untersuchen. Aus Mangel an Material konnten nicht alle Einzelheiten aufgeklärt werden.

Kreise der Mollusken, ließe sich hierfür anführen (Carinaria oxygurus, Tidemannia etc.). — Es gibt nun aber auch zahlreiche Tiere, bei denen die Massen so verteilt sind, daß die physiologische Gleichgewichtslage im mechanischen Sinn labil ist. Wenn derartige Tiere im Wasser scheinbar ruhig schweben, d. h. keine Progressivbewegungen machen oder sich sinken lassen, so müssen sie dauernd kleine Balancierbewegungen ausführen, damit sie nicht umkippen und aus der labilen in die stabile Gleichgewichtslage übergehen. Zu diesen Tieren gehören wohl alle mit einer Schwimmblase versehenen Teleostier, außerdem eine Reihe von Thorakostraken (Mysiden, Garnelen etc.) und wohl auch Vertreter andrer Tierklassen.

Bei den meisten derartigen Formen sind spezifische Gleichgewichtsorgane bekannt und es erscheint als ein Postulat unserer Vernunft, daß alle Schwimmer mit labilem Gleichgewicht ein solches Organ besitzen müssen, sei es, daß dasselbe direkt durch die Erdschwere beeinflußt wird, wie dies von den Statocysten allgemein angenommen wird, sei es, daß eine andere bestimmt gerichtete Kraft zur Orientierung nutzbar gemacht wird. Tatsächlich sind ja im labilen Gleichgewicht schwimmende Tiere bekannt, bei denen Statocysten bisher vergeblich gesucht wurden (Squilla mantis, die oben genannten Amphipoden und andere).

Es schien mir nun eine nicht uninteressante Frage, wie sich die Gleichgewichtserhaltung im individuellen Leben der „labilen Schwimmer" entwickelt. An die Korrelation der Bewegungen werden beim Schwimmen im labilen Gleichgewicht so große Anforderungen gestellt, daß die Annahme nicht plausibel erscheint, diese Korrelationen würden fertig mit auf die Welt gebracht. Diese Annahme wäre besonders bei Fischen wenig begründet, weil schon die einfachen Lokomotionsbewegungen in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen meist sehr unbeholfen ausgeführt werden.

Ich hatte schon 1894 dieser Frage meine Aufmerksamkeit zugewandt[1]). Damals konnte ich wenigstens von zwei Fischarten (Squalius leuciscus und Lucioperca sandra)[2]) feststellen, daß bei den jungen eben ausgeschlüpften Tieren das Gleichgewicht in Bauchlage auf mechanische Weise aufrecht erhalten wird. Sie bewahren nämlich nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei eine ziemlich starke Kopfkrümmung, in welcher die luftgefüllte Blase so gelegen ist, daß der Schwerpunkt unter dieselbe zu liegen kommt. Erst später tritt allmählich die Streckung und damit die Wanderung des Schwerpunkts über die Drehachse ein, so daß die Annahme plausibel erscheint, es würden die zur Erhaltung des labilen Gleich-

1) Biol. Centralbl., Bd. 14, 1894, p. 581.

2) Die Figur von Lucioperca in meiner Arbeit von 1894 sollte so stehen, daß die durch die Blase gehende Gerade horizontal steht. — EHRENBAUM (Nordisches Plankton, Lief. 4, 1905, p. 13) bildet einen Zanderembryo mit viel geringerer Kopfkrümmung ab, als ich sie bei zahlreichen Exemplaren beobachtet habe.

gewichts nötigen Korrelationen erst allmählich mit dem Eintritt dieses erworben.

In Tafelwerken von Fischlarven sind mir allerdings auch bei anderen Arten ähnliche Krümmungen begegnet; um eine allgemeine Erscheinung handelt es sich aber auf keinen Fall. Es mußte daher untersucht werden, ob nicht auch noch auf andere Art und Weise bei jugendlichen Fischen das Gleichgewicht mechanisch erhalten werden kann. Ich habe nun gefunden, daß dies wenigstens bei Salmoniden (Bachforelle, Regenbogenforelle, Huchen, Aesche) und beim Hecht durch den sehr schweren Dotter geschehen kann[1]). Ich beschreibe die Verhältnisse bei der Regenbogenforelle; es gilt dasselbe aber auch für die anderen genannten Arten.

Beim eben ausgeschlüpften Tier liegt der Dottersack als ellipsoider Körper dicht hinter dem Kopf (Fig. 6). Die Bewegungen der Tiere sind noch sehr ungeschickt. Meist liegen sie am Boden, machen aber auf Reiz Schwimmbewegungen, durch welche sie sich aber kaum ins freie Wasser zu erheben vermögen, weil der spezifisch im Verhältnis zum Körper sehr schwere Dottersack den Kopf nach unten zieht. Bringt man sie ins freie Wasser, so sinken sie meist ohne Bewegung in Bauchlage mit schräg nach unten gerichtetem Kopf unter (Fig. 6). Schneidet man den Dotter ab, so geht die Bauchlage verloren und der Körper sinkt nun in jeder beliebigen Stellung unter (der abgeschnittene Dotter viel schneller als der Körper). Einige Zeit später hat sich der Dottersack in seiner Form verändert, wie Fig. 7 zeigt. In diesem Stadium sinkt ein abgetötetes Exemplar in reiner horizontaler Bauchlage zu Boden, ebenso das lebende Tier, wenn es keine Bewegungen ausführt. Da die Ruderbewegungen des Schwanzes Fortbewegung in der Längsachse bewirken, so ändern dieselben an der stabilen Bauchlage nichts; die Tiere können daher schon recht nett schwimmen und sich auch vom Boden ins freie Wasser erheben. In diesem Stadium ist nun die Gleichgewichtserhaltung noch rein mechanisch. Schneidet man nämlich den ganzen Dotter ab, so schwimmen die Tiere in jeder beliebigen Lage, meist aber in Rückenlage (Fig 9),

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

1) Diese Beobachtungen wurden im Sommer 1895 in der Fischzuchtanstalt in Starnberg gemacht.

und machen keine Versuche, die Bauchlage zurückzugewinnen. Schneidet man nur die Spitze des Dotters ab, so verhalten sich die Tiere wie die ganz jungen (nur daß sie sich lebhafter bewegen), d. h. sie schwimmen mit nach unten gerichtetem Kopf (Fig. 8). Die nach dem Ausschlüpfen sich entwickelnde Verschiebung der Dottermasse nach hinten-unten hat also ökologisch den Sinn, daß durch sie ein Gegengewicht für die Masse des Kopfes gebildet wird.

Mit zunehmender Resorption des Dotters nähert sich das stabile Gleichgewicht dem labilen. Aber noch in dem in Fig. 8 abgebildeten Stadium ist das Gleichgewicht stabil, die Korrelationen sind aber zum Teil schon ausgebildet. Schneidet man nämlich jetzt den Dotter ab, so kippen die Tiere zuerst beim Schwimmen zur Rückenlage um, vermögen aber durch geschickte Bewegungen für kürzere oder längere Zeiten die Bauchlage wieder zu gewinnen.

Beim Hecht liegen die Verhältnisse ähnlich, nur fehlt hier die Verlagerung der Dottermasse nach hinten. Infolgedessen ist bei ruhigem Absinken stets der Kopf tiefer als der Schwanz gelegen.

Inwieweit sich dies Prinzip der primären automatischen Gleichgewichtserhaltung auch bei andern Fischarten wiederfindet, vermag ich nicht zu sagen. Sollten sich keine Fischarten finden, bei denen von vornherein das Gleichgewicht nach dem Ausschlüpfen labil ist, so wäre unser Kausalitätsbedürfnis in dieser Frage wenigstens einigermaßen befriedigt.

VII.

# Ueber Involutionserscheinungen bei Schwämmen und ihre Bedeutung für die Auffassung des Spongienkörpers.

Von

Otto Maas,
München.

Mit Tafel 8—10 und 2 Textfiguren.

# Inhalt.


Seite

Einleitung . . . . . 95
I. Experimente an Kalkschwämmen . . . . . 97
A. An *Sycandra raphanus* . . . . . 97
1. Biologische Bedingungen und äußeres Verhalten bei Reduktionen . . . . . 97
2. Histologische Beschreibung . . . . . 100
3. Deutung der Zellkategorien . . . . . 106
B. An Asconen (*Leucosolenia lieberkühnii*) . . . . . 109
1. Biologische Umstände und äußere Veränderungen bei Reduktion . . . . . 109
2. Histologische Veränderungen und Vergleich mit *Sycandra* . . . . . 109
II. Experimente an *Chondrosia reniformis* . . . . . 112
1. Biologische Verbindung von Regeneration und Involution . . . . . 112
2. Histologische Beschreibung des normalen und des regenerierenden Gewebes . . . . . 113
3. Vergleich mit den Reduktionserscheinungen der Kalkschwämme . . . . . 116
Anhang: Besondere Versuche über spontane Vereinigung von *Chondrosia*-Fragmenten und den Sitz der Kontraktilität . . . . . 118
Zusammenfassung . . . . . 122
Literaturverzeichnis . . . . . 126
Tafelerklärung . . . . . 128

## Einleitung.

In der Auffassung des Spongienkörpers sind vornehmlich zwei Fragen noch strittig. Die eine hält sich mehr innerhalb der Spongien selbst und erörtert, ob deren Körper aus 2 oder 3 Gewebsschichten aufgebaut sei.

Die Annahme der Dreischichtigkeit geht von der histologischen Untersuchung, besonders der höchst differenzierten Vertreter der Gruppe aus und läßt ein oberflächliches Epithel in prinzipiellem Gegensatz zur unterliegenden „Bindegewebs"-Masse bestehen; eine merkwürdige Konsequenz dieser Anschauung ist, daß die Auskleidung der zuführenden Kanäle verschieden sei von der der ausführenden, die ersteren ein „Ektoderm" darstellen, gleich der Bekleidung der Oberfläche, die letzteren ein „Entoderm", einerlei Abkunft wie die Kragengeißelzellen, und durch Abflachung von solchen entstanden.

Die Annahme der Zweischichtigkeit beruht vorzugsweise auf der Histologie der niedersten Formen und auf den Tatsachen der Entwicklungsgeschichte, sie läßt ein dermales Gewebe sich allmählich in Deckschicht und Stützgewebe differenzieren (s. MAAS 1892), und die Auskleidung der ein- und ausführenden Räume einerlei Natur sein, aber von den „Gastral"-Zellen natürlich verschieden.

Der Auffassung von der Dreischichtigkeit mit ihren Konsequenzen huldigen wohl gegenwärtig nur wenige Spongiologen; F. E. SCHULZE selbst vertritt in seiner abgeklärten Darstellung der Hexactinelliden (1904) die Ansicht, daß die Kammerlage als besondere Schicht vom übrigen Körper, dem Allosom, abzugrenzen sei. Immerhin kommen hin und wieder noch Angaben vor, die die Zellen der ausführenden Räume in Gegensatz zu den Dermalzellen stellen; so läßt HAMMER (1908/09) bei *Sycon* im Widerspruch zu meinen Angaben (1899, 1900) das innere Plattenepithel durch Umformung von Choanocyten entstehen. Zwar habe ich auch jüngst bei *Plakina* eine dermale Entstehung der ausführenden Räume beschrieben (1909), doch ist dieser Fall nicht so schlüssig wie die früheren. Eine neuere histologische Angabe von BURCK (1909), der zwar selbst in seiner allgemeinen Stellung sich zur Zweischichtigkeit bekennt, läßt zudem einen bedeutsamen Unterschied zwischen den Zellen der aus- und einführenden Kanäle er-

kennen; die der ersteren haben eine Geißel, die von einem Basalkorn entspringt, nähern sich also darin den gastralen Choanocyten. Die Frage der Drei- oder Zweischichtigkeit scheint also doch wieder diskutierbar, und auch v. LENDENFELD hält, wie seine Referate erkennen lassen, im Gegensatz zu MINCHIN, mir u. a. Autoren an der früheren Anschauung der Dreischichtigkeit fest.

Die zweite Frage in der Anschauung des Spongienkörpers greift über die Gruppe hinaus und sucht theoretisch zu erörtern, ob und wie sich diese, namentlich vom zweischichtigen Zustande ausgehend, den übrigen Tierstämmen vergleichen lassen, ob sie richtige Gasträaden, wenn auch nicht gerade Cölenteraten, sind, oder ob ihre Keimblätter die sonst im Tierreich übliche Lage vertauscht haben (MAAS 1893, „Enantiozoa" DELAGE 1898), oder schließlich, ob die Spongien als direkte Abkömmlinge besonderer Protozoen gar nicht mit den übrigen Metazoen zusammengehören. Man sollte denken, daß die Tatsachen der Embryologie hier eine unzweideutige Sprache sprächen; in der Tat tritt eine zweischichtige Larve mit äußeren Gastralzellen und inneren Körnerzellen und deren nachheriger umgekehrter Verwendung überall auf. Aber die Frage läuft, wie ich jüngst zu erörtern versuchte (1909), auf das gegenseitige Verhältnis der Schichten zueinander und zu Archäocyten hinaus, und dies ist in den frühesten Stadien der Embryonalentwicklung vor Eintritt der Zweischichtigkeit nicht überall dasselbe, da körnige Dermalzellen im einen Fall durch Umwandlung larvaler Geißelzellen, im andern Fall aus Archäocyten direkt entstehen. Als ein weiteres Hilfsmittel der Entscheidung habe ich darum bereits früher (1907, p. 133) auch die experimentelle Teilung der Amphiblastulalarve angeführt, wo aus Körnerzellen allein, nicht aber aus Geißelzellen noch ein lebensfähiges Schwämmchen von mir gezüchtet werden konnte. Die belgischen reinen Theoretiker (s. KEMNA 1907) lassen aber auch dies Argument nicht gegen die Choanoflagellatennatur der Spongien gelten.

Man wird sich daher fragen, ob nicht weitere Tatsachengebiete zur Entscheidung noch in Frage kommen können, wenn die bisherigen anatomischen und embryologischen Befunde nicht ausreichen. Da dürften denn, mindestens für die erste der erwähnten Spongienfragen, die Involutionserscheinungen sehr bedeutsam sein, die wir bei funktionierenden Schwämmchen unter verschiedenen Bedingungen auftreten sehen. EUG. SCHULTZ hat (1908) in anprechender Weise erörtert, daß die Involution eine Parallele zur Normalentwicklung, nur in umgekehrtem Sinne, darstelle. Auch wenn wir diese Ansicht nicht im ganzen Umfange teilen, sondern annehmen, daß noch mancherlei biologische Momente den Modus der Involution abändern (so daß er noch weniger wie die Embryologie ein „ungefälschtes" Zeugnis ist), so müssen doch die bei Rückbildungen auftretenden Vereinigungen schon differenzierter Zellgruppen bedeutsam erscheinen, namentlich wenn gewisse Vereinfachungen und Vereinigungen differenzierter

Zellen und Gewebe schrittweise erfolgen und bei verschiedenen Einwirkungen typisch ähnlich wiederkehren. Natürlich ist es dabei zu vermeiden, einfache Absterbe- oder Zerfallserscheinungen zu beschreiben; aber es führen die erwähnten Zellvereinigungen schließlich zu einem embryonalen oder gemmulaartigen Zustande, und dieser ist, wie von mir bei Kalkschwämmen (1906/07) und von H. V. WILSON bei Kieselschwämmen (1907) beschrieben worden ist, auch wieder auflebefähig und darum auch morphologisch nicht bedeutungslos. In meinen früheren Mitteilungen habe ich mehr die biologische und physiologische Seite der Frage behandelt (Ca-Bedeutung) und ebensowenig wie WILSON Abbildungen der Reduktionsvorgänge gegeben. In einer neueren Studie an einem ganz anderen Objekt (*Chondrosia*, 1910) habe ich zwar die histologische Seite mit Abbildungen gestreift, die Involutions- und Aufbauerscheinungen aber doch vorzugsweise nach der entwicklungsmechanischen Seite hin verwertet (Ursachen der Regeneration und Nichtregeneration). Hier möchte ich für *Chondrosia* auch die morphologische Seite nachholen, ferner die histologische Beschreibung für die Involution bei Kalkschwämmen, nebst einigen weiteren in beiden Gruppen seither angestellten Experimenten, und schließlich diese Befunde für die Ausdeutung der eingangs erörterten Spongienfragen verwerten.

## I. Experimente an Kalkschwämmen.

### A. An *Sycandra raphanus*.

#### 1. Biologische Bedingungen und äußeres Verhalten bei Reduktionen.

Abnorme Veränderungen, besonders in den gastralen Teilen eines Kalkschwammes, werden durch die mannigfachsten Einwirkungen nur zu leicht hervorgerufen. Meist wird aber dabei die Lebensfähigkeit und spätere Erholung beeinträchtigt, und die Umformungen sind alsdann nicht histologisch verwertbar und nicht als Stufen einer noch physiologischen Rückbildung (in gewissem Sinne „Gemmulation") zu deuten.

MASTERMAN hat bereits 1894 ein Zusammenballen der Kragenzellen und eine Ausfüllung des Hohlraumes beschrieben, und ähnliche Erscheinungen hat BIDDER bei nicht zusagendem Aquariumsaufenthalt gesehen (1895), aber es ist in diesen Fällen nicht ersichtlich, ob es sich überhaupt noch um lebens- und gemmulationsfähige Stücke handelt, und nicht vielmehr um Absterbesymptome, wie ich sie in einem Teil der Röhre bei Hunger beobachtet habe, während der andere Teil intakt blieb (1907). Der Hunger allein führt, wie die verschiedenen Versuche (auch an *Asconen* l. c.) gezeigt haben, nicht zu einer rückläufigen Umgestaltung des ganzen Schwammkörpers, wie sie bei Ca-Entziehung zu

beobachten ist (1904 u. 1906), sondern zu einer stufenweisen Selbstverkleinerung. Nur einzelne Teile werden zunächst von der Einwirkung betroffen; diese werden abgestoßen und zerfallen gänzlich, der Rest aber bleibt intakt. Der Organismus wird im Sinne ROUXs zu einer Sparmaschine umgezüchtet; schließlich ist von einem 1—1½ cm hohen Sycon nur ein 2—3 mm großer Kümmerling übrig, von einer mäandrischen Asconröhre nur ein kleines gerades Stückchen, also schon äußerlich ein ganz anderes Bild als bei der Ca-Entziehung, wo sich die ganze Masse des betreffenden Schwammkörpers in einzelne Stränge und gemmulaartige Ballen auflöst.

Aber auch geweblich sind große Unterschiede vorhanden (s. Taf. 9, Fig. 6—10), die uns zeigen, daß die Umbildungen nicht nach einem morphologisch vorgezeichneten Plan verlaufen, sondern durch die Art der Einwirkung mitbestimmt werden. Bei der Ca-Entziehung werden zunächst die Spiculabildner betroffen, die dann weiter als Verzehrer von Ca-Nadeln und anderen Stoffen eine bedeutsame Rolle spielen; bei der Hungerwirkung erscheinen die Gastralzellen (Choanocyten) zuerst geschädigt, und ihr Zusammenballen stellt nur eine Vorstufe gänzlicher Auflösung dar, ohne daß sie mit den übrigen Körperzellen in Verbindung treten.

Der zurückbleibende lebendige Teil zeigt ebenfalls einige Veränderungen, die als Hungerwirkung gedeutet werden könnten; zunächst in vielen Fällen eine ganz auffällige Vermehrung der sonst so spärlichen Grundsubstanz. Sie erscheint wie eine strukturlose Gallerte, nur mit leichter Körnelung, zwischen Gastralzellen einerseits und Dermalzellen mit Spicula andererseits auf ganze Strecken abgeschieden. Man fühlt sich versucht, an die HENSENsche Ausdeutung zu denken, wonach die Gallerte, abgesehen von ihren sonstigen Zwecken für die Planktontiere, auch eine Art Spar- oder Hungergewebe darstellt; hier um so mehr, als diese anderen Zwecke (Durchsichtigkeit, Gewichtsverminderung etc.) bei dem benthonischen Schwamme wegfallen. Die Zellen selbst zeigen in allen Geweben eine merkliche (durch Messungen und mit dem Zeichenapparat festgestellte) Vergrößerung des Kerns, nicht nur relativ gegenüber dem Plasma, sondern auch absolut. Der Plasmaleib der amöboiden Zellen (Archäocyten) ist sehr körnchenarm, der der Choanocyten merklich kleiner und hyaliner wie normal. Dies ist auch nur eine Vorstufe zu ihrem Zerfall; von diesem bleiben aber auch die Archäocyten nicht verschont, sie werden (an den von mir fast ein Jahr gehaltenen Exemplaren) weder zu Genitalzellen (trotzdem oder gerade weil sie hungern), noch überleben sie in Form von Gemmulamaterial; alles geht allmählich ein. So interessant also auch die Hungerexemplare in vieler Hinsicht sind, so können sie doch für die eingangs erwähnten morphologischen Spongienfragen nicht in Verwendung kommen.

Desto besser geeignet sind hierfür die Umformungen bei Ca-Entziehung

namentlich wenn letztere allmählich vorgenommen wird, so, daß man jeweils in Abständen von mehreren Tagen einen Teil des natürlichen Seewassers aus dem Zuchtaquarium abzieht und durch künstliches, Ca-freies, ersetzt, und indem man ferner Temperatur und Sauerstoffzufuhr berücksichtigt. Es zeigen sich dann im Gegensatz zu den rapiden Zerfallserscheinungen, die auch bei schnellem Ca-Entzug eintreten (s. 1906, p. 595) ganz übereinstimmend schrittweise Umformungen, die schließlich in der (l. c. p. 596 ff.) von mir erörterten Weise zur Gemmulation führen. Einige Unterschiede, die dabei in der Zusammensetzung der sich zurückbildenden Stücke eintreten, sind, wie ich mich seither überzeugen konnte, nicht nur durch zeitliche Verschiebungen bedingt, sondern auch örtlich, durch die Region (Osculum, Tubarteil, Wurzel), aus der sie stammen.

Von den Einschmelzungsvorgängen wird das Nadelgerüst erwachsener Syconen lange nicht in dem Grade betroffen, wie das der jungen Stadien. Ich habe dies früher ausführlich erörtert und damit zu begründen versucht, daß die Einschmelzung im Ca-freien Wasser nicht ein einfacher chemischer Prozeß ist, sondern durch Zellen (Spiculoklasten) geschieht, wie ja die histologische Untersuchung erweist (1904 a. a. O.). Diese Zellen bewältigen auf frühen Stadien noch die Mehrzahl der Nadeln, auf späteren Stadien haben sich die Nadeln von ihren Bildungszellen emanzipiert und bilden ein sich gegenseitig stützendes Gerüst (1906, p. 594); in dem erwachsenen Zustand ist (l. c. p. 590) die Masse der Nadeln viel zu groß, als daß ihnen gegenüber die Spiculoklasten noch eine merkliche Verminderung herbeiführen könnten. Zudem zieht sich bei der Involution der gesamte Weichkörper vom Nadelgerüst zurück und läßt dieses schließlich ganz allein (s. Taf. 8, Fig. 3, 4). Eine Aufarbeitung der wenigen, dabei mitgenommenen Nadeln findet aber dabei dennoch statt; man sieht die charakteristischen Annagungserscheinungen, das gekörnelte Aussehen statt des homogenen, kristallartigen, und namentlich an den Dreistrahlern statt des einfachen den doppelten Umriß, gleich als ob an Stelle einer Nadel jeweils zwei solcher mit parallelen Strahlen aufeinander lägen (Taf. 9, Fig. 7, 8 $sp_3$). Es wird auf diese Vorgänge der Auflösung in anderem Zusammenhange, nämlich mit der Nadelbildung, noch zurückgekommen werden; in der vorliegenden Arbeit können wir von den Nadeln absehen, da sie in ihrer Hauptmasse vom Weichkörper abgetrennt werden und bei der Gemmulation keine wesentliche Rolle spielen.

Man erkennt zunächst an der Anordnung noch deutlich die Stelle des Oscularkranzes (Taf. 8, Fig. 2) und ebenso des Wurzelschopfes, wo die Nadeln einen gewissen Zusammenhalt wahren, auch nachdem der Weichkörper sich mit langsamen Eigenbewegungen davon zurückgezogen hat. An diesen Stellen bleibt auch dessen Gewebe selbst noch die längste Zeit in größeren Massen erhalten. Es werden ausgebreitete flache Fladen gebildet, die, wie schon das Habitusbild

lehrt, eine sehr reichliche Grundsubstanz enthalten, aber verhältnismäßig zellarm sind. In dem mittleren Teil eines solchen *Sycon* erscheinen die Weichkörperreste kompakter, zahlreicher, wohl schon durch das dort befindliche Zellmaterial der Gastraltuben; diese Gewebsmassen, die, wie schon äußerlich erkennbar, auch einige Nadeln mitbekommen haben, bilden verzweigte Stränge (Fig. 3), deren Anordnung bald keine Beziehung mehr zum früheren radiären Tubenarrangement erkennen läßt, und die auch ganz unabhängig vom früheren Skelett verlaufen. Die einzelnen Stränge sind baumartig verzweigt, aber von gleicher Stärke, mäandrisch untereinander verbunden; auf den Querschnitt des ehemaligen *Sycon* kommen eine ganze Anzahl solcher Stränge. Das nächste Stadium ist, daß die Verbindung mehr und mehr gelöst wird, so daß einzelne knorrige Aeste entstehen. Die Anschwellungen bedeuten, wie schon ihr dunkleres, kompaktes Aussehen im Aufsichtsbild beweist, eine weitere Konzentrierung des Gewebes und bereiten den endgültigen Zerfall dieser kurzen Aeste in einzelne ovale und kugelige Körper vor (Fig. 4). Diese sind dann die eigentlichen „künstlichen Gemmulae"; ihr Rand ist scharf abgegrenzt und läßt bei entsprechender Einstellung eine stark lichtbrechende Grenzlamelle erkennen, kann aber an einigen Stellen immer wieder amöboid werden. Diese Körper können also sowohl in abgerundetem Zustand durch Wasserbewegung umhergetrieben werden, als auch mittelst Eigenbewegung, wie ich mich selbst überzeugt habe, im Aquarium größere Strecken, amöboid kriechend, zurücklegen. Eine Reihe von ihnen wurde in Aquarien mit gewöhnlichem Seewasser übertragen, und an einigen davon erschienen dann meist nach wenigen Wochen die Anzeichen des Auflebens, die Ausprägung eines gastralen Hohlraumes unter entsprechender Vergrößerung des ganzen Individuums und die Bildung neuer Nadeln.

## 2. Histologische Beschreibung.

Die Schnittbilder solcher Rückbildungsstränge in verschiedenen Zuständen bestätigen und ergänzen das Gesagte, namentlich auch darin, daß sowohl zeitliche wie örtliche Unterschiede dabei zusammentreffen. Bei den Strängen aus oder nahe der Oscular- und Wurzelregion (vgl. Taf. 8, Fig. 2 und Taf. 9, Fig. 9) herrscht das Dermalgewebe vor, die Grundsubstanz ist reichlich entwickelt und zeigt ein homogenes, gallertiges Aussehen; wohlumgrenzte, von gewöhnlichen Dermalzellen ausgekleidete Hohlräume erscheinen darin, und sind zum Teil auf die sich vorbereitende weitere Einschnürung in Stränge nach außen (Fig. 3), zum Teil aber auf die innere Vakuolisierung und Spärlichkeit des Gewebes zurückzuführen. Die dermalen Deckzellen (Fig. 6—10 *d*) bilden nach außen zum größten Teil ein geschlossenes Lager, unter dem eine Grenzverdichtung (nicht als bloßer optischer Ausdruck, sondern wie eine Lamelle) mitunter sehr deutlich erscheint;

zum geringeren Teil sind sie amöboid (Fig. 6, 7, 9 $d_1$, *am*) und können weit über die Strangoberfläche herausragen. Amöboide Zellen finden sich auch im Innern, manchmal mit gleichmäßigem Plasma, meist aber mit verschieden großen und verschieden färbbaren Körnchen dicht beladen (Fig. 6, 7 *x*). Auch kleine Kalkkonkremente, nicht in Bildung, sondern der unregelmäßigen Form nach offenbar in Auflösung, sind öfters in ihnen zu sehen, ebenso große Vakuolen, so daß sie dadurch noch mehr den bei Kalkschwämmen beschriebenen Porenzellen gleichen, die ja auch andere Funktionen übernehmen können (s. MINCHIN 1908, p. 322). Gastralzellen sind auf solchen Bildern von der Oscularregion auffallend wenig zu sehen; die wenigen aber durch ihre Kleinheit, den kompakteren Kern und durch ihre Zusammenlagerung in Nestern deutlich erkennbar (Fig. 9 *ch*). Niemals sind es so viel, daß man an die Herkunft aus einer Tube denken könnte, man wird vielmehr an die Birnzellengruppen erinnert, die v. LENDENFELD an der „Vegetationsspitze" von Syconen (1891, p. 253) für die Herstellung von Kragenzellen aus indifferenteren Zellen in Anspruch nimmt, und die er auch in seinem Referat (1901, Zool. Centralbl.) über meine *Tethya*-Arbeit anführt, wo ich die Entstehung von Kragenzellen aus Archäocyten beschrieben habe.

An einigen Stellen gehen diese lockeren, verhältnismäßig zellarmen Fladen in das kompaktere, zellreiche Stranggewebe über (Fig. 9 unten links). Dies stellt aber für Tubenteile einen bereits vorgeschrittenen Zustand der Involution dar, dem bei *Sycon* andere, schnell vorübergehende und darum nicht leicht in jedem Material zu erlangende Stadien vorangehen.

Das erste Zeichen der beginnenden Involution in den Tuben resp. Kammern (auch am lebenden Objekt) ist das Auftreten von körnigen Gebilden im Lumen, die zunächst nur wie auszuscheidende Detritusmassen erscheinen, bald aber auch Zellen erkennen lassen, und zwar auffallend große, körnchenbeladene von wechselnder Gestalt (Fig. 6 *x*), dann aber sich abrundend, die durchaus den erwähnten Wanderzellen resp. exkretorischen Porocyten gleichen. Mit ihnen in Verbindung treten alsbald außer dem lockeren Detritus auch gastrale Geißelzellen (*ch*), die sich aus dem Verband von der Unterlage losgelöst haben, einzeln oder meist in Gruppen, so daß dadurch der Tubenhohlraum sehr eingeengt, resp. in mehrere Hohlräume zerlegt wird. Dabei verändern die Geißelzellen ihre Form, werden zunächst unter Rückbildung des Kragens breiter, schließlich oval und lassen auch die Geißel nicht mehr erkennen.

Zu erwähnen ist eine unter besonderen Bedingungen eintretende Formveränderung in das andere Extrem; die Geißelzellen werden überschlank, so daß ihr schmaler Zellkörper, ohne Kragen, sich kaum von der Geißel absetzt, lösen sich in zusammenhängender Lage von der Unterlage ab und geraten ins Innere, teilweise von dermalen Elementen begleitet, so daß Bilder wie von Amphiblastulalarven

vorgetäuscht werden. Solche Abnormitäten wurden zum Teil durch Einwirkung abnormer Medien, z. B. Süßwasserausspülen vor der Konservierung hervorgerufen, oder an Asche-bedeckten Objekten während der Vesuveruption 1906 von mir gesehen; es scheint sich aber nicht immer um eine gewaltsame, zum Absterben führende Erscheinung zu handeln; denn in anderen Fällen (s. unten p. 111) gehen solche Konglomerate gestreckter Geißelzellen mit den übrigen Elementen ebensolche syncytiale Verbindungen wie die verkürzten einzelnen Geißelzellen ein und machen die weiteren Involutionserscheinungen in gleicher Weise durch.

Die Zerlegung der Tubenhohlräume schreitet weiter fort, dadurch daß sich auch gewöhnliche Dermalzellen am Einwandern beteiligen, und so die kompakteren Massen der gastralen und amöboiden Zellen vom Grundgewebe und voneinander abtrennen (Fig. 7). Die auf der Abbildung sichtbaren Herde (3 unten, 2 oben) entsprechen nicht einzelnen (5) Tuben, sondern gehören zu mehreren zu je einer ehemaligen Tube zusammen. Dies erweist sich indirekt dadurch, daß die Querschnitte ganzer Tuben außer durch Dermalzellen auch noch durch das Nadelgerüst getrennt sind (vgl. Fig. 6 und 7 $sp_3$), und direkt dadurch, daß man an einer in Längsausdehnung getroffenen Tube sich sehr deutlich von der Zerlegung in mehrere Einzelherde überzeugen kann, die durch Dermalzellen ohne Spicula getrennt sind. Das Bild einer einzelnen Tube entspricht dann durchaus dem Gesamthohlraum eines jugendlichen *Sycon* im Asconstadium (Taf. 10, Fig. 14), also vor Anlage der Tuben überhaupt, an welchem nach Karbonatentziehung der Hauptraum kollabiert, resp. mehrere kleinere Hohlräume mit Detrituszellen gebildet werden, wie ich dies bereits früher beschrieben und abgebildet habe (1904 a).

Es wird auf diese Weise ein Zustand erreicht (Fig. 7), der ungefähr dem zuerst beschriebenen Involutionstadium am Osculum (der „Vegetationsspitze") und am Wurzelschopf entspricht (s. Fig. 9). Auch hier erscheinen Gastralzellennester durch dermale Zellgruppen und Grundsubstanz geschieden; nur sind die quantitativen Verhältnisse anders, entsprechend der Oertlichkeit: Hier in der Tubarregion sind die gastralen Zellen sehr viel zahlreicher, auch mehr mit „Porenzellen" untermischt wie dort; Grundsubstanz und Zubehör, sowie Dermalzellen sind entsprechend spärlicher, aber das prinzipielle Bild ist das gleiche: es ist noch trotz der Involution eine gruppenweise Verteilung der verschiedenen Zellsorten erkennbar, die analog der im funktionierenden Schwamm ist, und die einzelnen Zellen haben trotz mancher Veränderungen ihre Eigengestalt und Unabhängigkeit noch gewahrt.

Dies hört mit weiterschreitender Involution auf und ist schon äußerlich durch das Kompakterwerden und Einschnüren der Zellstränge zu erkennen. Die Grundsubstanz wird immer geringer, wie wenn sie aufgesaugt oder ausgepreßt würde; die Zellen erscheinen dadurch einander vielmehr genähert (Fig. 8 und 10). Bei den gastralen und Porenzellen war dies ohnehin der Fall, wenigstens in der

Tubarregion, aber nunmehr kommen alle Zellsorten miteinander in Zusammenhang, die Trennung durch dermale Streifen verliert sich, die gruppenweise Verteilung der Gastralzellen wird aufgegeben und ein chaotisches Durcheinander der verschiedenartigsten Zellen erreicht. Man kann körnerbeladene Amöbocyten, kleinere Gastralzellen, etwas größere Dermalzellen, klar oder nur mit wenigen Körnchen, als die drei hauptsächlichsten Elemente der Zellstränge erkennen (Fig. 8 *x*, *ch*, *d*), ähnliche Kategorien, wie sie H. V. WILSON bei seinen Versuchen mit Zellauspressung (1907, p. 149) beschrieben hat. Dazwischen liegen hier einige Nadeln und Nadelreste; meist frei, manche aber sind auch innerhalb von Zellen als Kalkreste von unregelmäßiger Form erkennbar (s. oben). Diese Zellen erweisen sich deutlich als Porenzellen; der Porus von wechselnder, meist trichterförmiger Gestalt, ist zwischen der körnigen dunklen Zellmasse gut verfolgbar (Fig. 8 *x* und *po*); einige liegen noch an der Außenfläche der Stränge, andere im Innern. Auch solche können trotz ihrer Lage noch den Porus zeigen und fast immer auch außer den Körnchen deutliche Nadelreste. Die Spiculo**k**lasten sind also, wie ich bereits früher betont habe (1906, p. 591) die gleiche Zellkategorie, wie die Spiculo**b**lasten. Die Außenschicht besteht, abgesehen von den sich einschiebenden Porenzellen, auf diesem Stadium aus einem wohlgeschlossenen Epithel von Dermalzellen; die erwähnte, darunter befindliche Grenzlage zeigt öfters abnorme Verdickungen und Fortsätze ins Innere (s. Fig. 8 *gal.*), wie eine Cuticularbildung; ich wurde dabei an erhärtete Lagen der Grundsubstanz erinnert, wie ich sie bei künstlich skelettlos gezüchteten Syconen gewissermaßen als Ersatz der Hartgebilde erhalten habe (1904, Fig. 3).

Je dichter die Stränge in ihrem Gewebe werden und je mehr sie sich zu einzelnen Körpern abschnüren, desto mehr überwiegt in ihrem Zellinhalt die eine Sorte, die der körnerbeladenen Amöbocyten resp. der Porenzellen (vgl. Fig. 10 und 11 mit Fig. 8). Wo sind die anderen Elemente hingeraten? Ein Teil der Dermal- wie Deckzellen, namentlich die außerhalb der Spicula gelegenen der ehemaligen Syconröhre und Tube, können ja schon früher in Verlust geraten sein, andere haben sich aber doch in den Strängen erhalten, und außerdem sind doch noch die zahlreichen Gastralzellen dagewesen, allerdings aus ihrer Massenanordnung in einzelne Herde zerstreut. Sie sind wie unzweideutige Bilder erwiesen, und wie ich selbst (1906, p. 596) und H. V. WILSON (1907, p. 250) schon kurz beschrieben haben, von den amöboiden Zellen aufgenommen worden.

Der erste Schritt hierzu ist die syncytiale Vereinigung, die alle Zellen zugleich mit dem Kompakterwerden der Stränge und dem Schwinden der Grundsubstanz eingehen (Fig. 8). Man sieht aber bald, daß es dabei nicht bei einer Gleichberechtigung bleibt, sondern daß die kleinen Gastralzellen ebenso wie die noch hie und da sichtbaren Dermalzellen in den Zellkörper der weit größeren Amöbocyten hineingeraten, der dann über alle Einschlüsse hinweg, wieder einen

abgerundeten Umriß annimmt. Degenerationserscheinungen in den Kernen (Zusammenfließen zu einer einzigen tingierbaren Masse von Kugel-, Ring- oder Sternform) zeigen sich schon früher in den Gastralzellen, und solche hineingeratenen Kerne sind alsdann schwer von anderen Einschlüssen zu unterscheiden; auch ist es natürlich schwer, im einzelnen festzustellen, wo die Grenze zwischen bloßer syncytialer Vereinigung und wirklicher Aufnahme ins Innere liegt. Diese Frage ist ja auch bei der Eibildung der Cölenteraten übergenug erörtert und unnötig zugespitzt worden. So viel ist hier wie dort sicher, daß nur die eine große Zelle ihre Individualität als solche bewahrt, die angeschlossenen, mögen ihre Kerne auch eine Zeitlang im Innern sichtbar sein, nur noch „Pseudozellen" oder Einschlüsse darstellen. Das Ei ist kein „Produkt" gleichwertiger Elemente, und so wenig die Furchungszellen nachher aus solchen zum Ei vereinigten Zellen, sondern de novo durch Teilung entstehen, ebensowenig werden hier die aufgenommenen Geißelzellen wieder als solche ausgestoßen, sondern die Kragengeißelzellen für den gastralen Hohlraum werden beim Wiederaufleben der „Gemmula" durch Teilung dieser Amöbocyten und Neudifferenzierung gebildet, genau wie in der Knospe z. B. von *Tethya*.

Eine andere Frage ist, ob denn hier wirklich alle Kragenzellen und alle Dermalzellen-Kategorien von den amöboiden großen Zellen aufgenommen werden, oder ob nicht doch einzelne dazwischen übrig bleiben und dann beim Neuaufbau mittätig sind. H. V. Wilson hat bei seinem Material diese Frage unentschieden gelassen, die ja für die Bewertung der Amöbocyten als „Archäocyten" wichtig genug ist. Auch hier ist ein solches Uebrigbleiben von differenzierten Zellen nicht ganz auszuschließen; es könnte also der Wiederaufbau ohne jede zwischenliegende Verjüngung durch Zellvermehrung geschehen, einfach Gleiches aus Gleichem dabei entstehen. Aber dies muß nicht sein, und ist sicherlich nicht die Regel; die künstliche Gemmula ist in ihrer Lebensfähigkeit nicht auf die Erhaltung aller differenzierten Elemente angewiesen. Das beweisen zahlreiche Exemplare, die in ihrem Innern mit Sicherheit nur aus solchen vollbeladenen Amöbocyten bestehen, und bei denen auch nach vollständiger Durchmusterung der ganzen Schnittserie keine freien Gastralzellen zu finden sind, Dermalzellen nur als äußere Decke. Gerade die ganz abgeschnürten kleinen runden und ovalen Körper sind so zusammengesetzt (vgl. das Ende der Fig. 11) und stellen in dieser einfachen Beschaffenheit das „normale" Ruhe- oder Endstadium der „künstlichen" Involution dar.

Es frägt sich nun, ob dieses offenbar zweischichtige Stadium, das ja physiologisch dem pupalen Stadium in der Ontogenese nach dem Ansetzen, ohne Osculum, entspricht, auch morphologisch damit verglichen werden kann, speziell in seinem Schichtenaufbau. Auf den ersten Blick, namentlich wenn man die so

häufig in der Normalentwicklung vorkommenden kompakten und flachen Ansatzstadien ins Auge faßt, scheint dies ohne weiteres möglich: hier wie dort eine äußere Lage von flachen Dermalzellen, die amöboide Fortsätze bilden können, im Innern eine dichte Masse unregelmäßig geformter, teils vakuolisierter, teils körnchenbeladener Zellen. Aber bei genauerem Zusehen ist, wie schon aus der Herkunft hervorgeht, dieser Vergleich für die inneren Zellen nicht anstellbar: in der Normalentwicklung sind diese inneren Zellen fast durchweg Gastralzellen, aus der Einkremplung der larvalen Geißelzellen entstanden, viel kleiner, körnchenärmer; in der Gemmula sind es Archäocyten, viel größer und dicht mit Körnern erfüllt. Ich habe, um mich nicht nur auf den bloßen Eindruck zu verlassen, darum eine ganze Reihe von solchen Ansatzstadien ohne Hohlraum einerseits und von Gemmulae andererseits mit dem Zeichenapparat aufgenommen und stelle zwei Bilder zum Vergleich nebeneinander (Fig. 12 mit Fig. 11). Die Verschiedenheit ist ohne weiteres ersichtlich; ebenso wie aus früheren Abbildungen von mir zur Normalentwicklung (1900, Taf. XI, Fig. 10—13). Die normalen Stadien enthalten im Innern zwar stets einige wenige Archäocyten resp. Porenzellen, diese verschwinden aber der Zahl nach unter den dichtgedrängten Gastralzellen. Man könnte ein solches Entwicklungsstadium eher noch dem Bilde vergleichen, das sich beim Beginn der Involutionsvorgänge bietet (Fig. 6), ehe die Zellen sich syncytial vereinigt haben oder gar voneinander aufgenommen sind.

Nun ist aber nicht ausgeschlossen, daß auch in der Normalentwicklung, zumal beim Züchten im Aquarium, auch ungünstige Bedingungen eintreten können, die die Ansatzstadien oder einige davon, anstatt zur Ausbildung von funktionierendem Hohlraum und Osculum, zur Involution bringen können. Frühere Beobachtungen und Zeichnungen, die ich mit dem sonst beobachteten direkten Gang der Entwicklung nicht ganz in Einklang bringen konnte und darum zurückgestellt hatte, weisen darauf hin. Sie treten besonders leicht auf, wenn sich mehrere Larven beim Ansetzen zu einer einzigen Masse vereinigen. Man sieht an einem solchen Exemplar (Fig. 13) unter der Hautschicht mit ihren Deckzellen embryonalen Charakters (von flacher, von Hammer- und von amöboider Form) im Innern eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Zellen, die schon ihrer beträchtlicheren Größe halber, dann auch durch Kern und Körnelung nicht mit den sonst im Innern befindlichen Gastralzellen verwechselt werden können, sondern durchaus den amöboiden Archäocyten gleichsehen; die Gastralzellen fehlen. Die vorhandenen Spicula sind teilweise von sehr unregelmäßiger Form. Man braucht sich also nur vorzustellen, daß ein kompaktes Ansatzstadium die Veränderungen der Involution durchmacht, die für die einzelne Tube und angrenzenden Teile des erwachsenen Sycon oben beschrieben und in Fig. 6—11 abgebildet sind, und erzielte die Veränderung vom normalen Pupalstadium in der Entwicklung wie Fig. 12

bis zum aberranten der Fig. 13. Man brauchte nicht einmal ein kompaktes Stadium zum Ausgang zu wählen; es könnte sogar schon ein Hohlraum gebildet sein und auch dieser wieder zerfallen, wie es bei Karbonatentziehung und anderen chemischen Aenderungen in der frühen Entwicklung ja von mir beschrieben ist (1904, p. 11, Fig. 5 u. 7). Den Zerfall eines einheitlichen Hohlraums eines jungen Sycon im Asconstadium gibt hier auch Fig. 14 wieder.

Damit wäre eine vollkommene Parallele der am Erwachsenen absichtlich hervorgerufenen Involutionserscheinungen hergestellt mit Erscheinungen, die auch in der Normalentwicklung möglich sind, aber auch dort nur unter besonderen Bedingungen, manchmal ungewollt, eintreten. Die Parallele geht auch weiter, insofern als auch bei den aberranten Entwicklungsstadien kein Absterben zu erfolgen braucht, sondern ein normales Endstadium, sozusagen auf Umwegen erreicht wird. Ich habe bereits früher erwähnt, das derartige aus zwei und mehr Larven zusammengesetzte Schwämmchen zu einem ganz einheitlichen Syconrohr mit nur einem Osculum werden können (bei der im Gegensatz zu den meisten Spongien ausgesprochenen Personalität der Syconen eine bemerkenswerte Verschmelzungserscheinung); auch können sich noch bei Zusatz normalen Seewassers die kollabierten Schwämmchen erholen, und ferner die beschriebenen aberranten Ansatzstadien, wenn auch sehr verspätet, noch Hohlraum und Osculum bilden, wie ich am Lebenden beobachtet habe. Auch hier sind also „die Endprodukte konstanter als die Art ihrer Herstellung".

Diese möglichen Umwege der Normalentwicklung, die ausnahmsweise Aufnahme der Gastralzellen durch Amöbocyten, scheinen mir auch ein Licht auf die Freß- und Ausstoßungvorgänge zu werfen, die Y. DELAGE bei der *Spongilla*-Metamorphose beschrieben hat; die Aufnahme scheint mir also möglich, wenn auch nicht normal; wiederholen müßte ich aber, daß es auch hier gänzlich ausgeschlossen ist, daß die gefressenen Zellen wieder ausgestoßen werden und funktionieren. Fs findet vielmehr eine Neubildung der gastralen Zellen aus Amöbocyten statt, wie es ja bei *Spongilla* selbst für einen Teil der Kammern schon EVANS beschrieben hat, wie es laut meiner Darstellung an der Knospe von *Tethya* geschieht (1901), und wie es laut WELTNER auch für die natürliche Gemmula der *Spongilla* gilt (1907).

### 3. Deutung der Zellkategorien.

In der obigen Darstellung sind die zahlreichen Zellkategorien, die mit besonderem Namen und oft recht schematisch von manchen Spezialisten unterschieden werden, absichtlich nicht so scharf auseinander gehalten, und nicht nur Dermal-, Poren- und Spiculazellen, sondern sogar teilweise Porenzellen für Amöbocyten und Archäocyten promiscue von mir genannt worden. Dies ist zu recht-

fertigen. Es kommt zum Teil auf Rechnung der Involution (s. u.), zum Teil aber auch, weil meiner Meinung nach mit der histologischen Trennung bisher zu weit gegangen wurde, wenn im normalen Leben von Zellen, die eigentlich der gleichen Kategorie angehören, verschiedene Leistungen ausgeführt wurden. So sind sicherlich a) Spiculoklasten und Spiculoblasten die nämlichen Zellen, wie ich verschiedentlich ausgeführt habe, b) sind dermale Deckzellen und Spiculabildner auch nicht prinzipiell verschieden, wie von MINCHIN (1898, 1908) und mir (1899, 1900) wiederholt beschrieben worden ist. Zellen können zum Teil noch im epithelialen Verband, zum Teil hereinrückend, Hartgebilde abscheiden und nach getaner Arbeit das Spiculum verlassen und wieder an der Zusammensetzung der Dermalschicht teilnehmen. c) Auch Porenzellen, die doch Eigentümlichkeiten genug haben, sind nach MINCHINS schöner Darstellung und meinen eigenen Erfahrungen als Spiculabildner befähigt, und endlich d) kann, wie nach MINCHINS letzter Darstellung in dieser Richtung ersichtlich ist, bei *Leucosolenia* auch zwischen Porenzelle, die schon Actinoblast war, und Exkretionszelle keine scharfe Grenze gezogen werden (1908, p. 325 u. 326). Dies erscheint mir um so bedeutsamer, als meine Spiculoklasten als solche Exkretionszellen aufzufassen sind, und diese wieder zu körnerbeladenen Wanderzellen hinführen.

Während also alle diese Zellsorten nur Abschattierungen einer Kategorie darstellen, ist es bedeutsam, daß die Gastralzellen niemals, auch bei der Involution nicht, zu einer dermalen Leistung (Deckzelle, Exkretionszelle) umgewandelt werden, sondern als Gastral- oder Geißelzellen verbleiben oder ganz aufgefressen werden, uud daß umgekehrt auch niemals dermale Elemente sich in gastrale verwandeln, trotz aller sonstigen Fähigkeiten. Gastrale Zellen werden nur aus Archäocyten gebildet. Die beiden Schichten zeigen also auch bei der Involution keine Uebergänge zueinander.

Eine weitere Frage ist, ob sich aber ein prinzipieller Gegensatz zwischen all diesen Zellen einerseits, dem Soma, insbesondere den so vielseitigen körnigen Dermalzellen und den Archäocyten oder Generationszellen andererseits aufrecht erhalten läßt. Schon für die gewöhnlichen Fortpflanzungszellen des normalen *Sycon* ist dies neuerdings von JÖRGENSEN bestritten worden (1910, p. 171), der so wenig wie zwischen Spiculabildnern und Deckzellen einen „prinzipiellen Unterschied zwischen Mesodermzellen einerseits und Wander- oder Eizellen andererseits" anerkennt, und annimmt, daß sich „bei Bedarf Mesodermzellen in Eizellen umwandeln können". Für die Normalentwicklung wäre hierüber noch zu diskutieren, da, wie JÖRGENSEN selbst zugibt (l. c.), auch die aus der Larve herübergenommenen (indifferenten) Wanderzellen den Bedarf an Oogonien durch rege Teilung decken könnten; aber für die oben beschriebene Involution besteht die Möglichkeit einer solchen Rückdifferenzierung durchaus.

Man braucht dabei nicht auf die Theorien einzugehen, die annehmen, daß unter besonderen, für das Zellleben ungünstigen Bedingungen eine Umstimmung der Zelle eintrete (R. HERTWIG) und durch Zurückhaltung der Stoffwechselprodukte eine dotterbeladene Eizelle entstehe (POPOFF 1908), sondern sich nur an die Tatsachen der Involution zu halten.

Im Inneren der gemmulierenden Massen sind, abgesehen von dem zur Auflösung bestimmten Zellmaterial der Gastralzellen und hellen Dermalzellen, nur größere körnerbeladene Zellen vorhanden, von denen sich eine Mehrheit unzweifelhaft als exkretorische Porenzellen ausweist, die Minderheit als amöboide Wanderzellen, aber zwischen beiden sind alle möglichen Uebergänge vorhanden. Wenn solche körnchenbeladenen Zellen ohne erkennbaren Porus im Innern des Gastralraumes liegen, so spricht dies nicht gegen ihre Deutung als Porenzellen; denn gerade von MINCHIN sind solche geschlossenen Porenzellen im pupalen Zustand im Hohlraum der Asconen beschrieben. Andererseits gibt es solche Zellen, die durchaus, auch im Kern, einer Archäocyte gleichen, aber mit weitgeöffnetem Porus ganz an der Außenfläche der Stränge liegen, andere in der Zwischensubstanz mit mehr oder minder deutlichem Porus und zweierlei Einlagerungen, außer den etwaigen Spicularesten (vgl. Taf. 9, Fig. 7—11).

Am Schluß sind im Innern der fertigen Gemmula nur einerlei große Zellen vorhanden, von abgerundeter Form ohne Porus. Man müßte also entweder die wohl etwas gezwungene Annahme machen, daß, wie die kleinen Geißelzellen, so auch die viel größeren, exkretorischen Porenzellen schließlich von den Amöbocyten selbst aufgefressen sind, oder aber, was schon dem Zahlenverhältnis nach natürlicher erscheint, daß sie sich in solche umbilden. Das wird auch durch die Uebergangsstufen im Plasma und (soweit kenntlich) im Kern wahrscheinlicher gemacht, sowie dadurch, daß die Geißelzellen auch mit offenbaren Porenzellen (nicht bloß mit Archäocyten) in plasmatische Verbindung treten und von solchen aufgenommen werden; es sind also auch darin Porenzellen nicht von Archäocyten verschieden und sie nehmen ebensowohl wie Kalkreste und einzelne Körner auch ganze Zellen auf. Daß auf diese Weise die Eizellenbildung im normalen Zustande hervorgerufen wird, möchte ich nicht behaupten, wohl aber daß hier bei der Involution zu den vorhandenen Archäocyten noch solche durch Rückdifferenzierungen kommen, und daß dann das Material der „Gemmula", also einer asexuellen Fortpflanzung, daraus gebildet wird. Bei der Anschauung von E. SCHULTZ (1908) allerdings wäre auch die sexuelle Fortpflanzung damit in Parallele zu setzen; zwischen dem Anfang und dem Ende des Individuums läge auch ein solcher Involutionsprozeß für die Geschlechtszellenbildung.

## B. Experimente an Asconen (*Leucosolenia lieberkühnii*).

### 1. Biologische Umstände und äußere Veränderungen bei Reduktion.

Die Species, die mir vorwiegend zu Versuchen gedient hat, stammt aus dem Triester Golf und Aquarium. Ihre Einreihung in das System, auch nach MINCHINS Verbesserungen, begegnet einigen Schwierigkeiten. Ihre äußere Form zeigt eher ein Röhrengeflecht als einzelne größere Schornsteine; dennoch aber gehört sie, wie die innere Untersuchung zeigt nicht dem *Clathrina-*, sondern dem *Leucosolenia-*Typus an, hat Amphiblastulalarven und einen apicalen, mit der Geißel verbundenen Kern der Choanocyte. Ihre Nadeln würden sie nach den früheren Systemen zur Gattung *Ascandra* und speziell zu *lieberkühnii* stellen, auch nach v. LENDENFELDS Beschreibung (1891, p. 225). Ich reihe sie darum einstweilen als *Leucosolenia lieberkühnii* ein. Die kleinen Abweichungen führe ich darauf zurück, daß es sich teils um jugendliche, teils um Kümmerformen handelt, die durch die Verhältnisse der Triester Hafenumgebung veranlaßt sind. Daraus erkläre ich mir auch ihre auffallend große Resistenz gegen ungünstige Einwirkungen, auch bei langem Aquariumsaufenthalt.

Die Carbonat- und auch völlige Ca-Entziehung wird viel leichter ertragen als von *Sycon*; ich habe gefunden, daß, wenn nur Spuren anderer kalkbauender Organismen, z. B. Bryozoengehäuse, Serpulidenröhrchen, unversehens mit den aufsitzenden Asconen in die künstliche Seewassermischung übertragen worden waren, sich dann überhaupt keine Wirkung einstellte. Mangel der Lüftung ist ohne Einfluß: in kleinen zugedeckten Schalen ohne Wasserwechsel hielten sich die Kolonien ausgezeichnet als Röhrchen mit weitem Hohlraum für Wochen. Am ehesten wirkte noch Hunger (Ueberführung in filtriertes Seewasser); hier trat aber meistens die schon bei *Sycon* erwähnte Selbstverkleinerung ein, während andere Teile der Röhrchen völlig normal blieben; in einigen Fällen war dabei eine blasige Auftreibung der Röhrenwand zu beobachten und eine auffällige Vermehrung der Grundsubstanz (s. o.). Bei gänzlich Ca-freien Gemischen, wo sich Hunger mit Ca-Entziehuug kombiniert, trat noch am ehesten — aber auch nicht immer — ein Zusammenziehen der Röhren zu Strängen, ein Zerfall der Stränge in einzelne ovale und runde Dauerkörper ein (Taf. 8, Fig. 5).

### 2. Histologische Veränderungen und Vergleich mit *Sycandra*.

Das erste Anzeichen der Veränderungen ist das Kompakterwerden der Röhre, die Einengung des Hohlraums. Wie das Schnittbild erweist, kommt dies dadurch zu stande, daß der Gastralzellenbelag seine epitheliale Anordnung auf-

giebt, mehrschichtig wird, und außerdem körnerbeladene Zellen sich dazwischen drängen, an manchen Stellen sogar die eigentliche Auskleidung des noch verbleibenden Hohlraumes ausmachen, der nunmehr stark verengert und zerlegt ist (Taf. 10, Fig. 15). Diese körnigen Zellen können unbedenklich als geschlossene Porenzellen in Anspruch genommen werden, um so mehr, als ganz ähnliche Elemente mit weit offenem Porus zwischen ihnen und der Oberfläche und an dieser selbst liegen. Das ganze Bild erinnert einerseits außerordentlich an die Kontraktionszustände, die MINCHIN von *Clathrina clathrus* beschrieben hat (1894, 1900), andererseits aber auch an die ersten Involutionserscheinungen mit kollabierendem Gastralraum, wie ich sie oben für *Sycandra* geschildert habe. Es frägt sich, wie es hier aufzufassen ist.

Gerade bei *Clathrina (Ascetta) clathrus* sind solche Formzustände mit ausgefülltem Hohlraum schon länger bekannt, von HAECKEL noch als Varietäten angenommen, von LENDENFELD zum Teil als „Ruhestadien" angesprochen worden (1891, p. 217), was mit meinen Befunden von *Sycon* und *Leucosolenia* auch vereinbar wäre. Nichtsdestoweniger besteht aber dort auch die MINCHINsche Auffassung von der Kontraktilität, die durch direkte Beobachtung der Dermalzellen gestützt ist, zu Recht. Für *Clathrina* stehen mir eigene Beobachtungen nicht zur Seite, für *Leucosolenia* ist hier aber zu berücksichtigen, daß sie eine viel weniger kontraktile Dermalschicht besitzt, laut MINCHINs eigenen Angaben.

Ob die größere Kontraktilität eine primitive Eigenschaft ist, die mit Arbeitsteilung verloren geht, oder erst sekundär erworben, das wäre noch zu entscheiden, im letzteren Fall hätten wir eine interessante Parallele mit *Hydra* gegenüber den übrigen Cölenteraten, der bei aller Primitivität doch gewisse Eigenheiten, wie gerade die starke Bewegungsfähigkeit, erst sekundär zukommen.

Den abgebildeten Zustand bei *Leucosolenia Lieberkühnii* setze ich darum mehr auf Rechnung von beginnender Involution als auf Kontraktion. Letztere ist allerdings nicht ganz auszuschließen, und das Stadium ist, wie direkte Beobachtungen auch hier erweisen, öfters nur ein vorübergehender Zustand und kann bald wieder rückgängig gemacht werden, namentlich wenn sich der Weichkörper noch nicht von den Nadeln zurückgezogen hat und der gastrale Hohlraum noch nicht ganz geschwunden ist. Es kann aber ebensogut zu weiterer Rückbildung führen, und dann ein Bild, wie Fig. 18, erreicht werden, wo die gastrale Schicht mit den Porenzellen und anderen Elementen zu einer regellosen Masse geworden ist.

Dieses spätere Stadium kann aber außerdem durch einen etwas verschiedenartigen Involutionszustand erreicht werden, an dem auch die Dermalzellen viel stärker beteiligt sind; also bestehen auch hier zwei ganz analoge Möglichkeiten, wie sie oben von *Sycandra* beschrieben wurden. Der früher einheitliche Hohlraum er-

scheint dabei durch einzelne dermale Balken in zahlreiche Herde zerlegt (Fig. 17). Die Gastralzellen (*ch*,) haben sich dabei, öfters in äußerst gestreckter Form, von der Wand abgehoben und lassen zwischen sich große Körnerzellen und Detritusballen erkennen. Es wird dadurch ein Bild hervorgerufen, wie wenn zahlreiche zweischichtige Larven resp. Amphiblastulae im Innern eines Stranges lägen; die einwandernden Dermalbalken täuschen eine Art Follikelgewebe vor. In der Tat mögen einige frühere Beschreiber in manchen Fällen, spez. HAECKEL, auch solches abnorme Gewebe vor sich gehabt haben, wenn sie von „Larven" sprachen; daß es hier keine solchen sind, sieht man an allen möglichen Größenstufen, die sich in einem solchen Strang von solch kleineren larvenähnlichen Massen bis zu großen Herden finden, die einer ganzen Strecke des früheren Gastralraums entsprechen.

Bei weiterem Fortschreiten der Involution schrumpfen die Stränge, die jetzt ganz getrennt von dem ehemaligen Nadelgerüst liegen (Fig. 18 *sp*), mehr und mehr ein, wie bei *Sycandra*, unter Verminderung der Zwischensubstanz. Die einzelnen Zellen kommen dadurch viel näher aneinander, es beginnt eine syncytiale Verbindung, besonders der gastralen Elemente untereinander und mit den Körnerzellen. Auch hier erhebt sich die Frage, ob letztere durchaus mit den früheren Porenzellen identisch sind oder, wenigstens zum Teil, mit den amöboiden Wanderzellen, und auch hier sehen wir zahlreiche Uebergänge, die uns eine solche Abgrenzung unmöglich machen. Einzelne Porenzellen liegen noch an, oder nahe der Oberfläche und haben selbst auf diesem vorgeschrittenen Stadium der Involution einen weit offenen Porus (Fig. 18 *po*), wie in Funktion; sie sind mit verschiedenen Körnchen sowie zum Teil mit Nadelresten dicht erfüllt. Andere Zellen im Innern sind ihnen ganz ähnlich (*am* und *x*) haben nur einen etwas größeren, mehr bläschenförmigen Kern und meist keine Poruslichtung. Man würde sie als Amöbo- resp. Archäocyten ansprechen; sie haben meist schon Gastralzellen aufgenommen, aber das ist auch bei einigen ganz oberflächlichen weit geöffneten Porenzellen zu sehen, und umgekehrt haben auch manche im Innern liegenden „Amöbocyten" einen deutlichen Porus.

Ein gewisses Gegenstück zu diesem Bild mit dichtgepacktem Zellmaterial bietet das früher erwähnte mit extrem entwickelter Grundsubstanz vom Hungerzustand (Fig. 16). Hier sind die Zellen durch eine neben der körnigen Zwischensubstanz entwickelte, mehr gallertige Lage, viel mehr zerstreut. Eine gewisse Anordnung zeigt sich auch hier zunächst noch erhalten, indem nach außen neben den Nadeln vorzugsweise Dermalzellen liegen, nach innen die Gastralzellen (*ch*), teilweise noch in kleineren Nestern, teilweise vereinzelt, dazwischen aber, nach außen mehr vereinzelt, nach innen gedrängter, die körnigen Elemente.

Von dem kompakten Strangstadium (Fig. 18) nehmen die Involutionserscheinungen wie bei *Sycon* ihren Fortgang. Das Syncytium wird mehr und mehr zur

Phagocytose, die größeren Amöbocyten überwiegen; manche von ihnen erscheinen (s. Fig. 17 unten links) besonders groß und von anderen Zellen erfüllt. Man könnte sich, wie bei *Sycon*, die Frage vorlegen, ob nicht solche Zellen schließlich auch die bereits vollgeladenen Porocyten aufnehmen und so doch am Ende nur Archäocyten im Innern der sich immer weiter zuschnürenden Stränge liegen. Jedenfalls besteht hier wie dort die abgestoßene „Gemmula" nur aus einer festen äußeren Deckschicht und einer verhältnismäßig kleinen Anzahl von gleichartigen Körnerzellen im Innern.

Von der Neuentwicklung habe ich hier nur ganz vereinzelte Stadien gesehen; die aber, soweit beobachtet, ganz mit dem von *Syconen* erwähnten Verhalten übereinstimmten.

## II. Experimente an *Chondrosia reniformis*.

### 1. Biologische Verknüpfung von Regeneration und Involution.

Die Versuche, die ich an diesem eigentümlichen skelettlosen Rindenschwamm angestellt habe (1910), galten zunächst nicht der Involution, sondern dem Problem der Regeneration, insbesondere den Ursachen von deren Ausbleiben bei so niedrigen Organismen, und dem regenerativen Unterschied der verschiedenen Gewebskomplexe (Rinde, Mark). Indessen sind „Regeneration und Involution" (man denke nur an die bekannten Jahresreferate BARFURTHs, die diesen Kollektivtitel führen) nicht zu trennen, sondern hängen zeitlich und ursächlich zusammen. Auch E. SCHULTZ (1908) macht darauf aufmerksam, daß man zu ausschließlich die Betrachtung auf das sich ausgestaltende Regenerat gelegt, das zurückgebliebene oft nicht beachtet habe; das Regenerat aber nähre sich von den Geweben des zurückgebliebenen . . . . . „und versetzt dasselbe bald in den Hungerzustand", wodurch dann Reduktionen eintreten können.

Bei den angestellten Spongienversuchen ist aber die Trennung noch weniger durchzuführen; zurückbleibendes und sich ausgestaltendes Stück sind ein und dasselbe, und, wie ich bereits beschrieben (1910, p. 368), gehen an diesen differenzierten Schwammteilen, wenn sie überhaupt wieder funktionsfähig werden sollen, zuerst bedeutsame Rückbildungen vor sich. Ein solch kleiner Ausschnitt aus dem Mark, der sich nach außen abschließt, kein Osculum und unter Umständen keine Kanäle und Kammern mehr besitzt, sondern ein kompaktes Gewebe, ist gewissermaßen auch ein künstliches Ruhestadium, das dann, wie beschrieben (l. c. p. 363), sich wieder zu einem zwar sehr verkleinerten, aber funktionierenden Schwämmchen ausgestalten kann. Es besteht also eine vollkommene biologische Parallele zu den Kalkschwammgemmulae. Diese Involutionen können darum auch hier zum Vergleich herangezogen werden, um so mehr, als auch histologische Parallelen

zu den Kalkschwämmen ersichtlich sind, trotz der ganz andersartigen geweblichen Spezialisierung. Letztere erfordert darum hier eine kurze, orientierende Vorbemerkung.

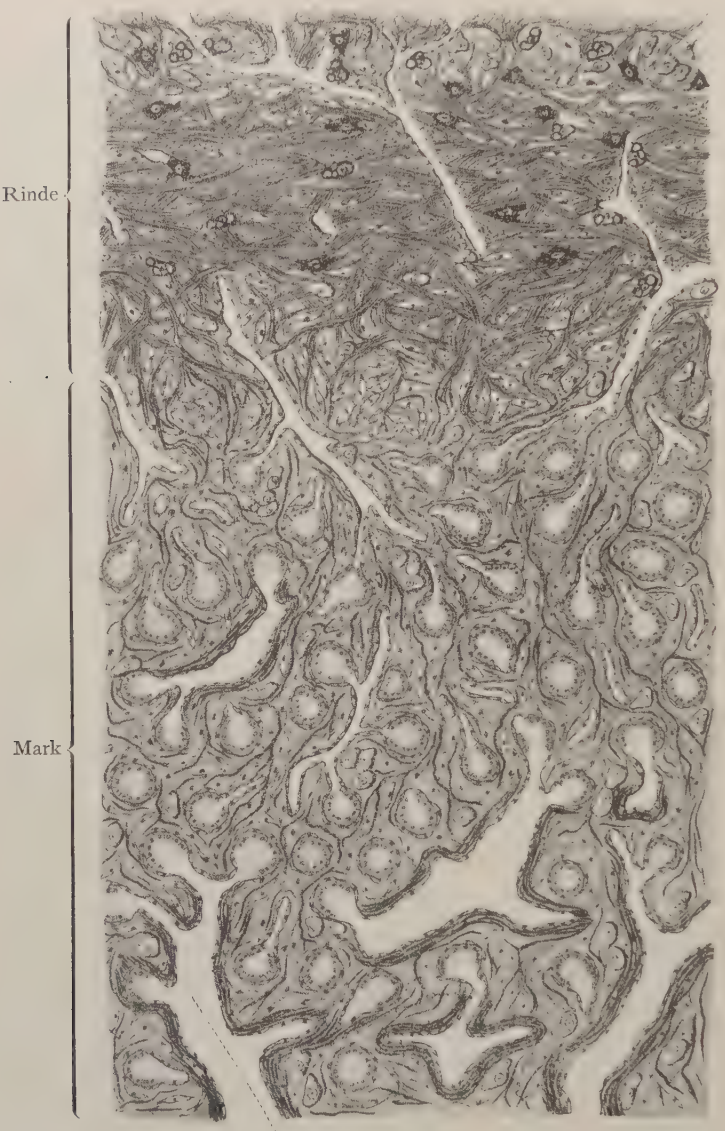
## 2. Histologie des normalen und des regenerierenden Gewebes.

Die Teilung des Schwammes in Rinde und Mark entspricht nicht vollkommen der Scheidung in dermale und gastrale Schicht. Zwar enthält die Rinde keinerlei gastrale Elemente, sondern nur dermale in verschiedenster Spezialisierung, wohl aber besitzt das Mark außer typisch gastralen Elementen, den Geißelzellen der Kammern, auch noch einen mindestens ebenso starken dermalen Anteil in den Auskleidungszellen der Gänge und dem darunterliegenden Fasergewebe. In letzterem liegen auch körnchenerfüllte, oft schwer abgrenzbare Zellen, die als Archäocyten angesprochen werden können. Auch in der Rindenschicht liegen, manchmal sogar gehäuft, Zellen mit sehr auffälligen Einschlüssen, die vielleicht nur als eine besondere (nicht mehr bewegliche?) Form dieser Amöbocyten, als Aufbewahrer von Reservestoffen, anzusehen wären; und ferner noch außer den Faserzellen solche, die sich durch ihre starke Pigmentierung auszeichnen. Der größte Teil der Rinde indes, auch ein nicht unbeträchtlicher Teil des Markgewebes, besteht aus Faserzellen resp. ihren Produkten, den Fasern selbst. Zunächst nach der Anordnung, dann aber auch nach der Wirkung von verschiedenen Färbemitteln kann man hierin zweierlei Bestände unterscheiden, die sich am besten mit den Worten Fasernetze und Faserzüge bezeichnen lassen.

Die Netze stellen eine mehr lockere Anordnung in allen Richtungen des Raumes dar, an ihrem Geflecht sind nur wenige Fasern nebeneinander, meist nur eine einzige, beteiligt. Die Züge zeigen im Gegensatz dazu zahlreiche gleichartige und gleichgerichtete Fasern parallel zu Strängen vereinigt. Diese Stränge können dann selbst wieder eine geflechtartige Anordnung einnehmen. Der größere Teil der Rinde besteht aus einem solchen dichten tangentialen Korbgeflecht von Strängen, die sich sowohl nach außen, wie nach dem Mark zu in unregelmäßige Netze auflösen. Um die größeren ausführenden Räume liegen ebenfalls Züge von parallelen Fasern, im Mark selbst dagegen um die Kammern herum deutlicher, dazwischen spärlicher, ein unregelmäßiges Netz von Fasern, die ihre zugehörigen Zellen resp. Kerne erkennen lassen.

Der Unterschied von Netz und Zügen scheint aber nicht in der Anordnung allein, sondern auch durch eine innerliche (chemische) Verschiedenheit bedingt. Dies wird dadurch erwiesen, daß mit besonderen Tinktionsmitteln (z. B. HEIDENHAIN-GIESON oder MALLORY oder Hämatoxylin-Orange G, alles nach FLEMMING Fixierung) eine elektive Färbung beider Bestände zu erzielen ist, wobei eine Tinktionsmethode gewissermaßen das Negativ der anderen liefert. Die Färbungs-

tendenz der Netzfasern nähert sich der der gewöhnlichen plasmatischen Auskleidungszellen, und die Netze scheinen mir darum nicht nur der Anordnung nach, sondern auch in der histologischen Differenzierung einen anderen, geringeren Grad einzunehmen als die Züge.




Textfig. 1. *Chondrosia reniformis*, Radialschnitt durch Rinde und Mark, aus mehreren Schnittbildern kombiniert. Außen ein lockeres Grenznetz, dann die Faserzüge der Rinde, in verschiedenen Richtungen getroffen, nach innen in ein zelliges Netzwerk übergehend, in dem im Mark die Kammern und Archäocyten liegen. In der Rinde einführende, im Mark außerdem noch ausführende Kanäle von den Kammern ab getroffen.

Es fragt sich, ob dieser doppelte Unterschied von Netz und Zügen auch funktionell begründet ist, derart z. B., daß die einen mehr die Stützfasern, die anderen die kontraktilen Elemente darstellen. Man könnte zunächst bei der ausgesprochenen Kontraktilität des *Chondrosia*-Körpers und bei der massigen Anordnung der Züge daran denken, daß diese die teils mit bloßem Auge sichtbaren Zusammenziehungen besorgen, während die Netzfasern ein stützendes Gitter darstellen. Aber das Verhältnis ist, wie direkte Beobachtungen zeigen (s. u. p. 122), umgekehrt; die Züge bilden eine äußerst verdichtete, starke Bindegewebsmasse — schon F. E. SCHULZE hat sie der Sclerotica der Säugetiere ver-

glichen (1877, p. 106, s. auch das Lehrbuch von K. C. SCHNEIDER) —, und die Netze sind mit starker Kontraktilität begabt, die sogar nach außen wirkt. Die Netzfaserzellen stehen darum auch den Auskleidungszellen der Kanäle noch viel näher, das Netz ist ursprünglicher, plasmatischer; die Züge veränderter, mehr bindegewebig; in letzter Instanz ist der Unterschied nur quantitativ: die Dermalzellen der Kanalauskleidung, die Fasern des Netzes und die Züge bilden genetisch eine Schicht, hängen auch zum Teil noch direkt zusammen, nicht nur Netz mit Zügen, sondern auch Auskleidungszellen mit Netzfasern. Gerade in der Umgebung der Kammern ist dies zu sehen. Die Netzbälkchen um die Kammern herum sind kontinuierlich mit den Auskleidungszellen der ausführenden Kanäle und setzen sich auch nach innen zu den „mesodermalen" Fasern fort (Taf. 10, Fig. 19). Dieser zusammenhängenden Dermalschicht sitzen die Gastralzellen getrennt und ohne jede Uebergänge auf. In einem solchen Bild erblicke ich einen deutlichen Beweis für die Zweischichtigkeit des Spongienkörpers und für die Herleitung der Schichten aus den beiden Larvenschichten durch Umkrempelung, letzteres auch deswegen, weil die dermale Schicht an der Außenseite noch bloß liegt. Es findet sich nämlich an der Oberfläche der *Chondrosia* im Gegensatz zu den Gängen, kein Epithel, wie schon F. E. SCHULZE festgestellt hat (1877), was ich auch gegenüber v. LENDENFELD, der ein solches annimmt (1889, p. 459), festhalten möchte. Sogar die „bindegewebige limitans externa", die sich daselbst findet, ist nicht völlig glatt, sondern öfters von feinen faserigen Fortsätzen durchsetzt.

Wenn also die schichtenweise Zusammengehörigkeit der scheinbar so verschiedenen Elemente schon im ausgewachsenen und normalen Körper der *Chondrosia* aus manchen Anzeichen ersichtlich ist, so wird sie noch deutlicher bei den Rückbildungserscheinungen, die vor und bei der Regeneration eintreten. Betreffs der verschiedenen Anstellungsweise der Versuche verweise ich auf meine frühere Arbeit (1910, p. 360); für die hier zu beschreibenden Vorgänge kommen natürlich in erster Linie die Ausschnitte in Betracht, die aus dem Markgewebe gewonnen wurden.

Die erste und auffälligste Erscheinung, die an den ausgeschnittenen *Chondrosia*-Stückchen (bereits am 1. Tag nach dem Eingriff konservierten) sichtbar ist, erinnert trotz der Verschiedenheit des histologischen Bildes sehr an die Vorgänge bei Kalkschwämmen: sie besteht im Auftreten von Detritusmassen im Lumen der hier engen Hohlräume (Kammern), in der Lockerung der Kammerzellen selbst und dem Sichtbarwerden größerer körnchenreicher Zellen an den Detritusballen (Fig. 20). Hier steht die Erscheinung in Zusammenhang mit einer anderen Um- und Rückbildung im dermalen Gebiet, nämlich der Verödung der ausführenden Räume, die durch den Ausschnitt bedingt ist, und dann die Absperrung der Kammern nach sich

zieht. Ich habe diese Selbsthilfe des Organismus, insbesondere die Verwendung der Netzzüge der ausführenden Räume zur Bildung der neuen Rinde in der früheren Studie ausführlicher erörtert (1910, p. 366); hier ist nur zu betonen, daß dabei eine schrittweise Rückbildung des Kanalsystems zu beobachten ist. Sowohl bei Ausschnitten, die noch etwas Rinde besitzen, als bei rindenlosen Markwürfeln und da ganz besonders) müssen sich die vorhandenen Kanäle umgruppieren, um dem neuzubildenden Osculum und Hauptgang zu entsprechen.

Dadurch kommt nicht nur eine Auflösung resp. Andersverwendung der Züge an den größeren Kanälen zustande, eine teilweise Umformung zu Netzen, sondern auch die kleineren Kanäle, die zu ihnen hinführen, kollabieren. Ihre Wandungszellen treten durch das Lumen hindurch miteinander in netzförmigen Zusammenhang, ferner grenzen sie sich noch weniger wie im normalen Zustand von den unterliegenden „mesodermalen" Netzzellen ab, mit denen sie ja gerade in der Kammerumgebung zusammenhängen; dadurch wird dann ein einziges kontinuierliches Netzwerk von plasmatischen Faserzellen mit Fasern gebildet (Fig. 21), an dem die eine Kategorie der im Mark beschriebenen Zellelemente mit teilnimmt. In den Maschenräumen liegen die übrigen Elemente des Marks, die „Amöbocyten", zusammen mit den Kammerzellen. Diese letzteren lassen noch eine gruppenförmige Anordnung erkennen, entsprechend den früheren Kammern; deren Hohlräume sind aber jetzt ebenfalls meist kollabiert, und so treten die ehemaligen Geißelzellen miteinander und mit den Amöbocyten in nähere Berührung (Fig. 21 $ch_1$, $x$). Diese letzteren sind nach Lage und Aussehen jedenfalls die gleichen Elemente, wie sie auf den ersten Involutionsstadien zum Teil im Lumen gesehen wurden; auch hier könnten sie also als zeitweilige Exkretionszellen angesprochen werden; inwieweit sie aber den „Porenzellen" der Kalkschwämme einerseits und den Archäocyten andererseits entsprechen, ist eine weitere Frage. In normaler Lage lassen sie sich vielleicht Topsents „cellules sphéruleuses" (1895) vergleichen.

Jedenfalls haben wir nunmehr auch hier eine ganz entsprechende Vereinfachung des Spongienkörpers, eine Reduktion von vielerlei (mindestens 6) auf 3 Zellkategorien und eine ausgesprochene Zweischichtigkeit, wie bei den Kalkschwämmen. Die dermalen Elemente haben sich auf eine einzige Kategorie reduziert, das Zellfasernetz; bei ihrer Vereinfachung hat sich wohl ein Uebergang ihrer verschiedenartigen Elemente zueinander, aber niemals ein solcher zu gastralen Zellen ergeben. Diese stehen den erwähnten Dermalkategorien prinzipiell gegenüber und treten nur in Berührung mit den Amöbocyten, die ja eine Kategorie für sich bilden.

Es bleibt auch hier nicht bei bloßer Berührung, sondern die Amöbocyten nehmen die Gastralzellen auf, und auf größere Strecken hin zeigt dann der Schnitt

eines solchen reduzierten Schwämmchens ein noch einfacheres Bild, nämlich nur zwei Zellkategorien, ein Flechtwerk von Dermalzellen, in dessen Maschenräumen große, körnerbeladene Amöbocyten liegen (Taf. 10, Fig. 21). Dies ist also ein Stadium, das sich mit der abgebildeten *Sycon*-Gemmula durchaus vergleichen läßt. Natürlich geht hier die Rückbildung nicht überall gleichweit vor sich, es kann schon wieder zur Erholung kommen, wenn das letzte Stadium der Involution nicht, oder nicht überall in dem künstlichen Ausschnitt erreicht ist. „Schon" und „noch" sind darum, zumal bei der zeitlichen Verschiebung, der doch alle Regenerationsvorgänge unterworfen sind, oft schwer auseinanderzuhalten, aber bei recht kleinen und ganz aus dem Mark geschnittenen Stücken kann man doch nach 2—4 Tagen die ganz von selbst gerundete Kugel als nur aus diesen zwei Zellsorten bestehend erkennen. Es ist prinzipiell dasselbe Bild wie von *Sycandra*, nur daß die abschließende Außenschicht nicht eine einfache Lage, sondern ein Flechtwerk darstellt, das sich auch nach innen erstreckt und dadurch die einheitliche Masse der Innenzellen auf viele einzelne Herde zerteilt. Diese Herde entsprechen auf so vorgerücktem Stadium auch nicht mehr den einzelnen Kammern, sondern sind die Produkte weiterer Einschmelzung.

Die Neubildung verläuft ebenfalls in einer ganz entsprechenden Weise und ist gerade hier, wo die einzelnen Ausschnittstückchen, sofern sie nur Markgewebe enthalten, wieder funktionsfähig werden (1910, p. 364 und 372), gut zu verfolgen; zunächst für die Geißelkammern. In einzelnen Fällen, wo die Rückbildung noch nicht so weit gediehen war, brauchen die Gastralzellen nur wieder in ihre Anordnung zurückzukehren, in anderen Fällen, wo sie unkenntlich geworden und von den Amöbocyten aufgenommen waren, müssen sie neugebildet werden. Dies geschieht durch diese Amöbocyten resp. Archäocyten. Die neugebildeten Gastralzellen sondern sich und zeigen mit Ausbildung des Hohlraums auch ihre histologische Ausprägung. Beide Arten der Neuordnung können in demselben Stück nebeneinander vorkommen, so daß auch hier der doppelte Modus wie bei der *Tethya*-Knospung und wie bei der *Spongilla*-Metamorphose verwirklicht ist: Kammerbildung a) direkt aus Geißelzellen und b) indirekt aus Archäocyten, und dies beides in quantitativen Abstufungen. Die Gründe, die hier den doppelten Modus veranlassen, sind verschieden; aber das morphologische und cytologische Verhalten bedeutsamerweise das gleiche.

Auch andere Elemente, nämlich dermale Faserzellen, können von den Archäocyten neu geliefert werden; dies zeigt sich besonders bei der Rekonstruktion der Rinde, wenn an ihr genügend große Markinseln stehen geblieben sind, um dennoch eine Erholung zuzulassen. Solche Versuche sind in Ergänzung der früheren von mir (1910, p. 371) nachträglich angestellt worden. Man sieht alsdann in dem spärlichen Netz neue bedeutend größere und plasmareichere Zellen

ihre Fasern ausbreiten als erste Anlage der neuen Netze, und diese mit zunehmender Verkleinerung der Elemente dichter werden.

Im übrigen machen diese neugebildeten Dermalzellen sowie die noch vorhandenen Faserzellen die Ausbildungsstufen durch, die sie bei der Rückbildung umgekehrt durchlaufen haben. Es treten zunächst beim Auseinanderweichen der ausführenden Hohlräume die eigentlichen Auskleidungszellen hervor; doch bleiben diese mit den daneben befindlichen, in das sogenannte „Mesoderm" rückenden Faserzellen in stetem Zusammenhang, auch in ausgebildetem Zustand (s. oben p. 115), und auch ihr histologisches Verhalten ist das gleiche, die Grundform die Spindel. Die dermalen Auskleidezellen sind zwar meist etwas flacher, können sich aber strecken und ebenfalls verästeln, die „mesodermalen Faserzellen können ihrerseits abgeplattet sein; die Farbreaktionen sind ebenfalls identisch. Die weitere Differenzierung besteht in einer stärkeren Ausbildung der Fasern, die sich dann doch verschieden zu färben beginnen (s. o. p. 113). Wie aus dem wirren Netz eine mehr und mehr parallele Anordnung der Fasern zu Zügen wird und wie diese Züge sich „entsprechend der mechanischen Inanspruchnahme" im Sinne ROUX' weiter ordnen, habe ich bereits in der früheren Studie erwähnt. Auch die Art und Weise, wie bei der Rückbildung die Geflechtszüge an isolierten Rindenstücken sich auflösen und zu einem in allen Richtungen des Raumes ausgespannten Netzwerk werden, ist ein beredtes Zeugnis für die „funktionelle Anpassung", ebenso wie die korbartige Durchflechtung bei der Neubildung, wobei immer die tangentiale Hauptanordnung erstrebt wird (s. 1910, Textfig. 3 und 4, p. 367 und 370).

## Anhang: Versuche über die spontane Vereinigung von *Chondrosia*-Fragmenten.

Mit der Neudifferenzierung der Fasern ist auch die Frage wieder berührt, welchem der besonderen Dermalgewebe die Fähigkeit der Kontraktion zuzuschreiben sei, den Zügen, woran bei deren Häufung und bei der Lage in der Rinde zuerst gedacht werden könnte, oder dem Netz resp. seinen Zellen. Schon die obigen Erwägungen über die Anordnung der Züge sprechen mehr für deren Stützfunktion, ferner fällt für die Netzzellen als Elemente der Kontraktilität ihre größere Ursprünglichkeit in die Wagschale, die auch bei Rück- und Neubildung zutage tritt. Entschieden wird aber die Frage durch einen Nebenbefund bei Experimenten, die eigentlich zu ganz anderen Zwecken neuerdings von mir angestellt wurden.

Aus *Chondrosia*-Exemplaren, die mir durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. KRUMBACH aus Rovigno im Januar 1910 zugekommen waren, wurden eine Anzahl

verschiedenartiger Ausschnitte gemacht, um die äußeren Bedingungen der Regeneration weiter zu studieren, und diese Auschnitte teils in künstliches karbonatfreies und in Ca-freies Seewasser, teils in natürliches filtriertes, gebracht, und Kontrollexemplare in gewöhnlichem Seewasser belassen. In Triest hatte ich wegen der größeren Haltbarkeit und Vitalität seinerzeit Stücke mittleren Alters von 2—3 cm Durchmesser zum Zerschneiden gewählt; die hier benutzten Stücke waren ausgewachsene Krusten von 15—20 cm Durchmesser und mehreren Zentimeter Höhe. Die Kleinheit der Ausschnitte wurde aber festgehalten, Würfel, möglichst eckig aus Marksubstanz von nur 2—3 mm Durchmesser, ähnliche Scheiben und Würfel aus Rinde, und Sektoren aus Mark und Rinde von etwa 1 cm Durchmesser hergestellt und solche zu mehreren in die entsprechenden Gläser verteilt.

An allen Kulturen, die in künstlichem (sowohl karbonat- wie Ca-freiem) Seewasser weitergezüchtet wurden, zeigte sich nun übereinstimmend, bereits am zweiten Tage, eine sehr merkwürdige Erscheinung. Einige der kleineren Stückchen, die sich ursprünglich doch alle in einiger Entfernung voneinander in der Zuchtschale befanden, waren miteinander verklebt. Diese Verklebung schritt in den nächsten Tagen weiter vor, sowohl dadurch, daß die zuerst lockere Verbindung zwischen den vereinigten Stückchen eine innigere wurde, als auch dadurch, daß neue Stückchen dazu kamen, Stücke aus je 2 Ausschnitten bestehend, wieder miteinander verwuchsen und schließlich ganze Konglomerate gebildet wurden, die aber durch die Verschiedenheit des Mark- und Rindengewebes ihre heterogene Zusammensetzung noch deutlich erkennen ließen (Taf. 8, Fig. 1 und Textfig. 2).

Es möge dies noch an Beispielen einzelner Kulturen erläutert werden; Stücke, die nur aus Rinde bestehen, werden in den Tabellen als *R* aufgeführt, Stücke, die nur aus Mark bestehen, als *M*, Sektoren, die beides enthalten, als RM, Rindenstücke, an denen kleine Markinseln stehen gelassen wurden, als Rm; in künstlichem Seewasser verlötete Stücke durch das Pluszeichen vereinigt, also z. B. R + R, oder R + M.

In einem Glas befanden sich, am 18. Jan. zerschnitten, 4 verschiedene Markwürfelchen, 4 längliche Rindenstücke, davon 2 glatt geschabt, 2 mit kleinen Markresten, und 1 Sektor aus Rinde und Mark bestehend, also:

M, R,
M, R, RM.
M, Rm,
M, Rm,

Am 20. früh war ein gebogenes Rindenstück mit einem Stück Mark auf ganzer Fläche vereinigt, ebenso ein flaches Rindenstück mit einem anderen Stück

Mark, ferner ein Rindenstück mit einem zweiten und einem Stück Mark lose, so daß nur noch 1 freies Markwürfelchen existierte, außer dem Sektor, also:

M + R,
M + Rm, RM (Sektor).
M + R + Rm,
M,

Am 21. war auch dies letzte freie Markrestchen mit einem der früher vereinigten Doppelstücke durch eine Gewebsbrücke, wenn auch nur locker, verbunden, also

M + R + M,
M + Rm, RM (Sektor)
M + R + Rm,

am 22. war eine weitere Vereinigung zweier kombinierter Stücke zu einer Kette eingetreten

M + R + M + M + Rm, daneben
M + R + Rm der Sektor.

Das eine Konglomerat wurde in natürliches Seewasser übergeführt, um eine noch innigere Vereinigung zu erzielen, das andere konserviert.

Eine zweite Versuchsreihe zeigte beim Beginnn:

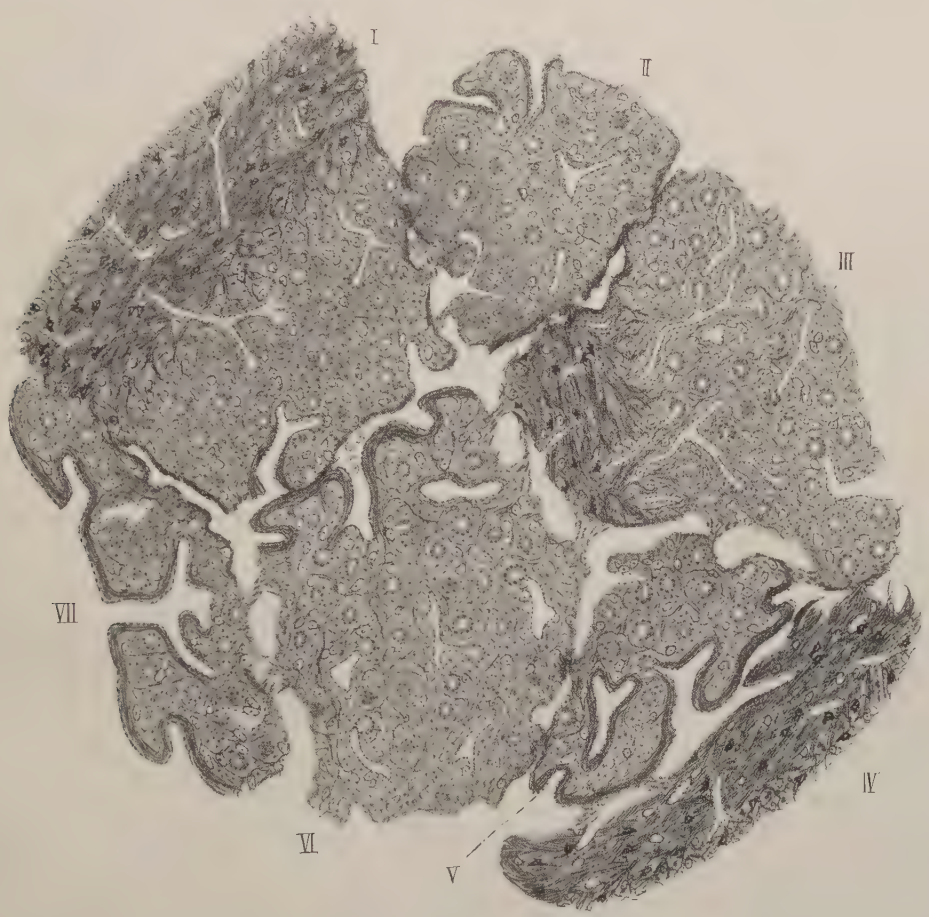
18. Jan. Rm, M, RM.
Rm, M,
R, M,
20. „ Rm + Rm + M, sonst unverändert:
R, M, RM.
M,
21. „ Rm + Rm + M,
R + M,
M, RM.
22. „ Rm + Rm + M + M,
R + M, RM.
25. „ Rm,
Rm + M + M,
R + M, RM.

Hier war ein Rückschritt eingetreten, ein Rindenstück wieder abgelöst, sonst aber alle Rindenteile mit Markresten in auffälliger Proliferation, der Sektor hier, wie im andern Versuch, am längsten selbständig.

27. Jan. Rm,

$$Rm + M + M + R + M + RM.$$

Also ist mit Ausnahme eines kleinen Rindenstückes, das aber Markinseln besaß, sich völlig abgerundet und fast regeneriert hatte, eine Vereinigung sämtlicher Stücke zu einem einzigen, und zwar festgefügten Konglomerat eingetreten, wie es auch Taf. 8, Tig. 1 darstellt.




Textfig. 2. Schnittbild durch ein Konglomerat kleiner Stückchen von *Chondrosia*. Auf dem Schnitt sind 7 verschiedene Stücke (*I—VII*) getroffen, die sich in ganz willkürlicher Weise (Rinde an Mark, Rinde an Rinde, Rinde nach außen etc.) zusammengefügt haben.

In manchen Fällen war die Vereinigung locker, so daß sie sich beim Konservieren oder Schütteln löste, meist aber nach einigen Tagen sehr fest, trotzdem noch ein deutlicher Zwischenraum zwischen den einzelnen Ausschnitten zu erkennen war und trotzdem nicht immer entsprechendes Gewebe aneinander kam. Der Zwischenraum wird durch zahlreiche Brücken von Faserzellen überquert (s. Text-

fig. 2 und Fig. 22, Taf. 10), und so fein jede einzelne ist, so fest halten sie doch in ihrer Gesamtheit, gleich den Fäden Gullivers. Daß ausgesprochenes Rindengewebe mit Zügen auf Mark mit Kammerresten trifft, hindert die Vereinigung nicht; die beiden Teilen gemeinsamen Netze liefern in entsprechender Rückdifferenzierung (s. oben) die verbindenden Elemente.

Ob diese nun so wenig passend aneinandergesetzten Fragmente (s. den Schnitt) sich noch nachträglich auch innerlich miteinander vereinigen und eine Umordnung und Regulation zu einem einheitlichen Schwammkörper durchmachen, ist eine Frage, die noch an weiterem Material zu prüfen ist; die meisten der Konglomerate mußten diesmal innerhalb der ersten Woche konserviert werden. Ebenso soll noch näher untersucht werden, auf welchen Ursachen dies auffällige Vereinigungsbestreben beruht, das sein Analogon übrigens in der von mir für Foraminiferen beschriebenen Plasmogamie in künstlichem Seewasser hat (1907). Jedenfalls kann man, wenn man einmal darauf aufmerksam geworden ist, ein aktives langsames Vorrücken der einzelnen Stückchen im Glase beobachten. Unter dem Mikroskop zeigt sich, daß dabei pseudopodienartige Fortsätze in lebhafter Bewegung beteiligt sind. Diese gehen von dermalen Zellen aus, wie sie an der Auskleidung der Gänge beteiligt sind, und wie sie in netzförmiger Anordnung sich an der neu geschaffenen freien Oberfläche finden. Diese vielzelligen Fortsätze können sich, wie ich übrigens in der Entwicklung anderer Spongien gefunden habe, noch weit hinaus über den eigentlichen Körper des Schwämmchens erstrecken, seinen Durchmesser um ein vielfaches übertreffend, und sehr verschiedene Anordnung zeigen. Auch die *Sycandra* Gemmulae machen übrigens Eigenbewegungen (s. oben). Hier zeigen die Fortsätze in der näheren Umgebung des kompakteren Körpers noch eine allseitige Ausbreitung, je weiter hinaus aber, desto mehr wird eine bestimmte Richtung bevorzugt, so daß die Netzmaschen ganz gestreckt erscheinen, wie es auch dann der Fall ist, wenn sich zwei Schwammstückchen glücklich erreicht haben (Fig. 22). Wodurch es bedingt ist, daß die Fasern mit ihrem klaren Protoplasma gerade in dieser bestimmten Richtung arbeiten, muß noch näher untersucht werden, und von irgendwelchen „Tropismen" zu reden, erscheint mir darum verfrüht. Jedenfalls ist aber damit die andere früher beregte Frage entschieden, daß nämlich die Netze und nicht die Züge die Kontraktion bei *Chondrosia* besorgen. Damit ist ein weiteres Moment zur Beurteilung der Reduktionsvorgänge als „Verjüngung", und ein neuer Vergleichspunkt der so einseitig und hoch spezialisierten *Chondrosia* mit den primitiven Asconen gegeben.

## Zusammenfassung.

Nachdem in der Einleitung die in Betracht kommenden spongiologischen und allgemeineren Fragen erörtert sind, und nachdem im beschreibenden Teil, wo die Tatsachen dazu Gelegenheit geben, jeweils darauf Bezug genommen ist, glaube ich, von einer allgemeinen theoretischen Diskussion absehen zu dürfen, und stelle die wichtigsten tatsächlichen Ergebnisse nebst einigen direkt anschließenden Folgerungen hier nur kurz zusammen.

1) In den verschiedensten Spongiengruppen können durch ungünstige Bedingungen (Kalkentziehung, Hunger, Entblößung) Involutionserscheinungen hervorgerufen werden, die der natürlichen Gemmulation sehr ähnlich sind und nach einer Pause auch zu einem Wiederaufleben führen.

2) Die Involutionserscheinungen verlaufen zuerst nicht ganz gleich, etwa nach einem Schema rückläufiger Entwicklung, sondern es werden je nach den verschiedenen Beeinflussungen verschiedene Zellkategorien betroffen; dann aber, wenn überhaupt einem Ruhestadium zugesteuert wird, und nicht einfach ein Absterben erfolgt, ist in allen untersuchten Schwammgruppen und bei allen Bedingungen eine bemerkenswerte Gleichheit der Reduktion festzustellen. Sie läßt sich als Vereinfachung des Spongienkörpers zu zwei Hauptschichten bezeichnen.

3) Die Unterschiede zwischen den auskleidenden und den stützenden Zellen werden bei dieser Vereinfachung mehr und mehr aufgehoben; bei Demospongien, speziell bei der untersuchten *Chondrosia*, tritt an Stelle der komplizierten Faserzüge ein einfaches Netzwerk und dann plasmatische Fasern, die sogar eine erhöhte Kontraktilität erlangen und (bei der spontanen Vereinigung von Fragmenten) eine Eigenbewegung des ganzen Schwämmchens verursachen können. Bei Kalkschwämmen lassen sich keine Unterschiede mehr zwischen oberflächlich und tiefer gelegenen Porenzellen und zwischen diesen und den gewöhnlichen Dermalzellen aufrecht erhalten: letztere können amöboid werden, erstere wandern, wie Amöbocyten, nicht nur ins „Mesoderm", sondern auch zwischen die Gastralzellen und in das Lumen des Gastralraumes, wo sie zusammen mit veränderten Gastralgeißelzellen liegen. Die Unterschiede zwischen gewöhnlichen Dermalzellen und Spiculabildnern erscheinen ebenso aufgehoben, wie zwischen diesen und Porenzellen. Letztere dienen ferner der Aufarbeitung des Materials, so daß sie als Exkretionszellen und Spiculoklasten zu bezeichnen wären. Niemals aber erscheinen, trotz aller Modulationsfähigkeit, zwischen dermalen Elementen und gastralen irgend-

welche Uebergänge. Der Schwamm erweist sich auch hierdurch als ein zweischichtiger Organismus.

4) Eine weitere Vereinfachung tritt durch Phagocytose ein, die durch syncytiale Vereinigung der verschiedenen Zellelemente angebahnt ist. Hierbei sind zunächst die körnerbeladenen großen Zellen tätig, die bei den Kalkschwämmen sich als modifizierte Porenzellen erwiesen haben, bei den Demospongien als wandernde „cellules sphéruleuses" der mittleren Schicht erscheinen. Diese nehmen zunächst die anlagernden Gastralzellen, dann auch andere Elemente auf, so daß sich schließlich das Innere der „Gemmula" aus einer Masse gleichartiger körnchenbeladener Zellen zusammensetzt.

5) Es ist fraglich, wie das Verhältnis dieser körnigen Zellen zu den Archäocyten aufzufassen ist, d. h. ob in den, der inneren Gleichartigkeit vorangehenden Stadien die phagocytierenden Porocyten selbst wieder von den wenigen vorhandenen Archäocyten aufgefressen werden, also die innere Masse der Gemmula schließlich doch nur aus ursprünglichen Archäocyten besteht — dann wäre alles „Somatische" untergegangen und der Gegensatz zwischen Generations- und Somazellen gewahrt — oder ob solche körnerbeladenen Zellen sich in Kern und Plasma weiter umwandeln zu Amöbo- resp. Archäocyten, also die innere Masse außer aus ursprünglichen Archäocyten, noch aus rückdifferenzierten Zellen besteht — dann wäre der Gegensatz von Soma- und Generationszellen sekundär aufgehoben. — Die quantitativen Verhältnisse der Zellsorten, sowie zahlreiche histologische Bilder sprechen für die letztere Möglichkeit.

6) Jedenfalls wird in allen Fällen ein prinzipiell gleiches Ruhestadium erreicht aus inneren Körnerzellen und äußeren Deckzellen bestehend, die entweder epithelartig (Kalkschwämme) oder geflechtartig (*Chondrosia*) die innere Masse umgeben. Diese zwei Lager sind aber nicht den zwei Schichten des Spongienkörpers zu vergleichen, wie sie schon in der eben angesetzten Larve („Pupa" Minchins) zu erkennen sind, sondern entsprechen einer weiteren Vereinfachung (bei der auch die Trennung zwischen gastralen Zellen und Amöbocyten verwischt ward, s. o.). Die Stadien können direkt den Gemmulae der Süßwasserschwämme verglichen werden, oder den Knospen der *Tethya*, wo ebenfalls eine innere Masse indifferenter Zellen von einer äußeren Deckschicht (da mit Spicula) umgeben wird. Auch bei den Gemmulae der Spongillen kommt die Frage 5, ob nur Archäocyten oder Rückdifferenzierung, in Betracht.

7) Unter gewissen Bedingungen kann jedoch auch das pupale Stadium der Normalentwicklung mit diesen natürlichen resp. künstlichen Gemmulae verglichen werden; dann nämlich, wenn nach dem Ansetzen und der Umkehr der Schichten die Entwicklung nicht sofort auf die Ausbildung eines Hohlraumes

zusteuert. Es können dann unter ungünstigen äußeren Verhältnissen die Gastralzellen ebenfalls von Exkretions- resp. Amöbocyten aufgenommen werden, und so ein Stadium entstehen, das innen nur aus letzteren zusammengesetzt ist. Auf solche Weise erklären sich wohl die Darstellungen von DELAGE. Doch handelt es sich hierbei um eine, in den normalen Entwicklungsgang eingeschobene Involution, und die aufgenommenen Geißelzellen sind nicht mehr funktionsfähig. Dies zeigt sich auch bei Neubildung.

8) Der Wiederaufbau der Schwämmchen aus den „Gemmulae" geschieht dadurch, daß die Amöbocyten zuerst neue dermale Elemente (bei *Sycandra* Spiculabildner, bei *Chondrosia* Faserzellen) produzieren, dann auch neue Gastralzellen, und dementsprechend die Bildung der Hohlräume folgt.

9) Die Frage nach der Homologisierung der Schichten des Spongienkörpers erfährt durch die tatsächlichen Zellgruppierungen bei der Involution neue Beleuchtung. Die Rückdifferenzierung macht nicht bei den Keimblättern Halt, sondern es wird ein indifferenter Zustand vor der Blattausprägung erreicht, der nicht der Normalentwicklung, sondern Knospenbildung entspricht. Die Frage spitzt sich also auch hier auf das Verhältnis der beiden Schichten zueinander, resp. darauf zu, was ursprünglicher ist, die Geißelzelle oder die Archäocyte, wie schon bei der *Plakina*-Entwicklung von mir erörtert wurde (1909, p. 184). Jedenfalls ist hier ein weiterer Anhalt dafür gegeben, nicht die Geißelzelle als ursprünglich anzusehen, weil sie nicht nur selbst, je nach Bedarf früher oder später, differenziert wird (Vergleich der beweglichen Larve mit der Knospe [s. 1908, p. 282]), sondern auch am frühesten rückdifferenziert wird, resp. ganz eingeht. Mit der Theorie eines Choanoflagellatenvorfahrs ist dies kaum in Einklang zu bringen.

10) Wenn wirklich Exkretions- und Porenzellen sich weiter zu Amöbo- und Archäocyten rückdifferenzieren können (s. Absatz 5), so wäre damit ein Anhalt gegeben, wie es unter bestimmten ungünstigen Bedingungen zur Ausprägung von Propagationszellen kommen kann (s. R. HERTWIG), allerdings hier nicht zu Geschlechtsprodukten, sondern zu Fortpflanzungszellen im allgemeinsten Sinne, für die ungeschlechtliche Vermehrung. Ferner wäre hier ein materieller Anhalt vorhanden, wie die „Implikation des Expliziten", die Uebertragung des Komplizierten, Somatischen auf wenige Propagationselemente (s. E. SCHULTZ) möglich wäre. Auch hier würden ganze Zellen, nicht bloße Kerne als Träger funktionieren.

# Literaturverzeichnis.


1909 Barfurth, D., Regeneration und Involution 1907. In: Merkel und Bonnet, Ergeb. Anat. und Entw., Bd. 17, p. 337—430.

1909 Burck, C., Zur Kenntnis der Histologie einiger Hornschwämmme, sowie Studien über einige Choanoflagellaten. Heidelberg, Inaug.-Diss., 60. p. 2 Taf.

1895 Bidder, G. P., The collar cells of Heterocoela. Quart. Journ. Micr. Sc., (2), Vol. 38, p. 9—43, Fig., Taf. 2.

1892/93 Delage, Y., Embryogénie des Eponges. Arch. Zool. Exp. Gén., (3), T. 2, p. 345—498. pl. 14—21.

1898 —, Sur la place des Spongiaires dans la classification. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, Vol. 126, p. 545—568.

1899 Evans, R., The structure and metamorphosis of the larva of *Spongilla lacustris*. Q. Journ. Micr. Sc. (N. S.), Vol. 42, p. 363—476. pl. 35—41.

1872 Haeckel, E., Die Kalkschwämme. Eine Monographie. 3 Bände. Berlin.

1908/09 Hammer, E., Neue Beiträge zur Kenntnis der Histologie und Entwicklung von *Sycon raphanus*. Arch. Biontol., Bd. 2, p. 291—334. Taf. 23—28.

1904 Hertwig, R., Ueber physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhornii*, nebst Bemerkungen zur Aetiologie der Geschwülste. Festschr. f. Haeckel. p. 303—354. Taf. 9—12.

1906 —, Ueber die Ursache des Todes. Vortrag 7./XII. Beil. Allg. Zeitung, Nr. 228—229.

1907 —, Der Chromidialapparat und der Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzungsber. Ges. Morph. u. Phys. München, Bd. 23, p. 9—40.

1908 — Ueber neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch., Bd. 1, p. 1—32.

1910 Jörgensen, M., Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). Arch. f. Zellforsch., Bd. 4, p. 165—242. Taf. 11—15. 1 Textfig.

1907 Kemna, A., Les caractères et l'emplacement des Spongiaires. Ann. Soc. Zool. Malac. Belg., T. 42, p. 72—97. Avec Discussion par W. J. Sollas, Y. Delage, O. Maas, G. C. J. Vosmaer, E. van Beneden, H. Schouteden. Ibid., p. 129 - 147.

1889 Lendenfeld, R. von, Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 48, p. 406—700. Taf. 26—40.

1891 —, Die Spongien der Adria. I. Die Kalkschwämme. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 53, p. 185—321, 361—433. Taf. 7—15 u. 1 Textfig.

1892 Maas, O., Die Auffassung des Spongienkörpers und einige neuere Arbeiten über Schwämme. Biol. Centralbl., Bd. 12, S. 566—572.

1893 —, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 7, p. 331—448. Taf. 19—23.

1900 —, Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 67, S. 215—240. Taf. 9—12.

1901 —, Die Knospenentwicklung der *Tethya* und ihr Vergleich mit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Schwämme. Ibid., Bd. 70, p. 263—288. Taf. 13—14.

1904 —, Ueber die Wirkung der Kalkentziehung auf die Entwicklung der Kalkschwämme. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. 20, S. 4—22. 9 Fig.

1906 — Ueber die Einwirkung karbonatfreier und kalkfreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme und auf Entwicklungsstadien derselben. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 22, S. 581—599.

1907 —, Ueber die Wirkung des Hungers und der Kalkentziehung bei Kalkschwämmen und anderen kalkausscheidenden Organismen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. 23, S. 82, —89.

1909 —, Zur Entwicklung der Tetractinelliden. Die Metamorphose von *Plakina monolopha*. Verh. d. Deutsch. Zool Ges., 19. Jahrg., p. 183—200. Mit 11 Fig.

1910 Maas, O., Ueber Nichtregeneration bei Spongien. Festb. f. Roux. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 30, 1. Hälfte, p. 356—378. Mit 4 Fig.
1894 Masterman, A. T., On the nutritive and excretory Processes in Porifera. Ann. Mag. Nat. Hist. (6), Vol. 13, p. 485—496, 6 fig.
1894 Minchin, E. A., The Oscula and Anatomy of *Leucosolenia clathrus* O. S. Quart. Journ. Micr. Sc. (2), Vol. 33, p. 477—495. Taf. 29.
1898 —, Materials for a Monograph of the Ascons. I. On the Origin and Growth of . . . . Spicules in the Family Clathrinidae. Ibid., Vol. 40, p. 469—587. pl. 38—42.
1908 —, Ditto. II. The formation of Spicules in the Genus *Leucosolenia*, with some notes on the Histology of the Sponges. Ibid., Vol. 52, p. 301—355. pl. 17—21.
1900 —, The Porifera. In: Treatise on Zoology London. Cap. III, 178 p. 771 fig.
1909 —, The relation of the flagellum to the nucleus in the collar-cells of calcareous Sponges. Zool. Anz., Bd. 33, p. 227—231. 6 fig.
1908 Popoff, M., Experimentelle Zellstudien. I. Arch. f. Zellforsch., Bd. 1, p. 245—379. Mit 18 Fig.
1895 Roux, W., Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. 2 Bde. Leipzig.
1908 Schneider, K. C., Histologisches Praktikum der Tiere. Jena.
1908 Schultz, E., Ueber umkehrbare Entwicklungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung. Heft 4. In: Rouxs Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik. Leipzig. 48 p.
1875 Schulze, F. E., Ueber den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 25, Suppl., p. 247—280. Taf. 18—21.
1877 —, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. III. Die Familie der Chondrosidae. Ibid., Bd. 29, p. 87—122. Taf. 8 und 9.
1878 —, Ditto. V. Die Metamorphose von *Sycandra raphanus*. Ibid., Bd. 31, p. 262—295. Taf. 18—19.
1904 —, Hexactinellida. In: Wiss. Erg. D. Tiefsee-Exp., Bd. 4, 266 p. 52 Taf.
1895 Topsent, E., Étude monographique des Spongiaires de France. II. Carnosa. Arch. Zool. Exp. (3), T. 3, p. 493—590. pl. 21—23.
1887 Vosmaer, G. C. J., Spongien (Porifera). In: Bronns Klassen und Ordnungen. Leipzig und Heidelberg. Abschn. Histologie.
1907 — Weltner, W., Spongillidenstudien. 5. Zur Biologie von *Ephydatia fluviatilis* und die Bedeutung der Amöbocyten für die Spongilliden. Arch. Naturg., 73. Jahrg., p. 273—286. 2 Fig.
1907α Wilson, H. V., On some Phenomena of Coalescense and Regeneration in Sponges. Journ. Exp. Zool. Baltimore, Vol. 5, p. 245—258. 4 Fig.
1907β —, A new Method by which Sponges may artificially reared. Science (2), Vol. 25, p. 912—915.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 8. Habitusbilder, Totalpräparate.

Fig. 1. Konglomerat von künstlichen Ausschnitten aus *Chondrosia reniformis*, die sich von selbst in karbonatfreiem Seewasser wieder zusammengesetzt haben.

Fig. 2, 3, 4. Involutionsstadien von *Sycandra raphanus* in karbonatfreiem Seewasser.

Fig. 2. Zerfall in größere Fladen, am Osculartеil noch normales Gewebe und natürliche Nadelanordnung.

Fig. 3. Zerfall in Stränge, aus dem mittleren (Tuben-) Teil des Körpers. Der Weichkörper vom Skelett zurückgezogen.

Fig. 4. Weiterer Zerfall der Stränge in einzelne ovale Körper und Kugeln („künstliche Gemmulae").

Fig. 5. Der Zerfall einer verzweigten *Ascandra*-Röhre (*Leucosolenia lieberkühnii?*). Zum Teil noch die normale Anordnung erhalten, wenigstens im Skelett, von dem sich der Weichkörper zurückgezogen hat. Verschiedene Stadien der Involution (auch in der Natur) auf kleinem Raum vereinigt, von der fast normalen Röhre bis zur „Gemmula".

### Tafel 9 und 10. Schnittbilder meist 600:1.

In allen Figuren bedeutet:

*am* = Amöbocyte,
*ch* = Choanocyte,
$ch_1$ = Choanocyten, die ihre normale Lagerung aufgegeben haben,
*d* = gewöhnliche dermale Zelle,
$d_1$ = Dermalzelle amöboid verändert,
*x* = körnerbeladene Zelle (porenzellenähnlich, zuerst meist im Gastrallumen sichtbar),
*po* = offener Porus,
$sp_1$, $sp_3$, $sp_4$ = Spicula (Ein-, Drei- und Vierstrahler),
*sp* = Spicula außerhalb des Weichkörpers.

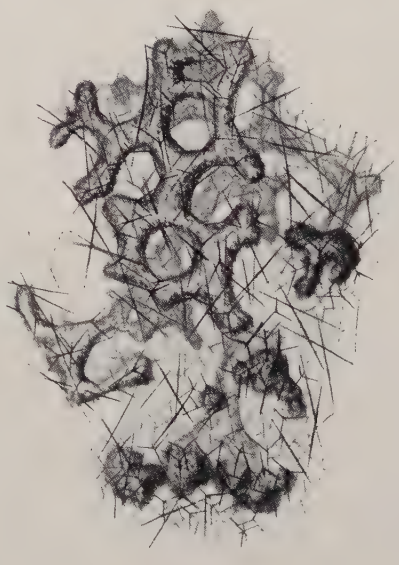
### Tafel 9. *Sycandra raphanus.*

Fig. 6. Querschnitt durch zwei benachbarte Tuben. Lockerung des gastralen Epithels, exkretorische Zellen mit Detritus und gastralen Zellen im Innern.

Fig. 7. Weitere Involution, ebenfalls zwei benachbarte Tuben getroffen (oben und unten auf der Zeichnung) jede aber wieder in einzelne Herde zerlegt. Die Spicula im Innern angenagt. (Doppelt konturiert.) Gastrale Zellen mit den Exkretionszellen zusammenhängende Nester bildend.

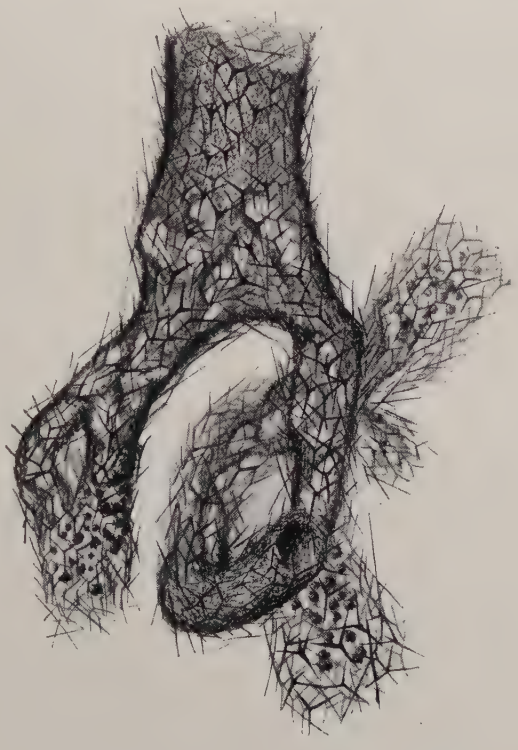
1

2



3

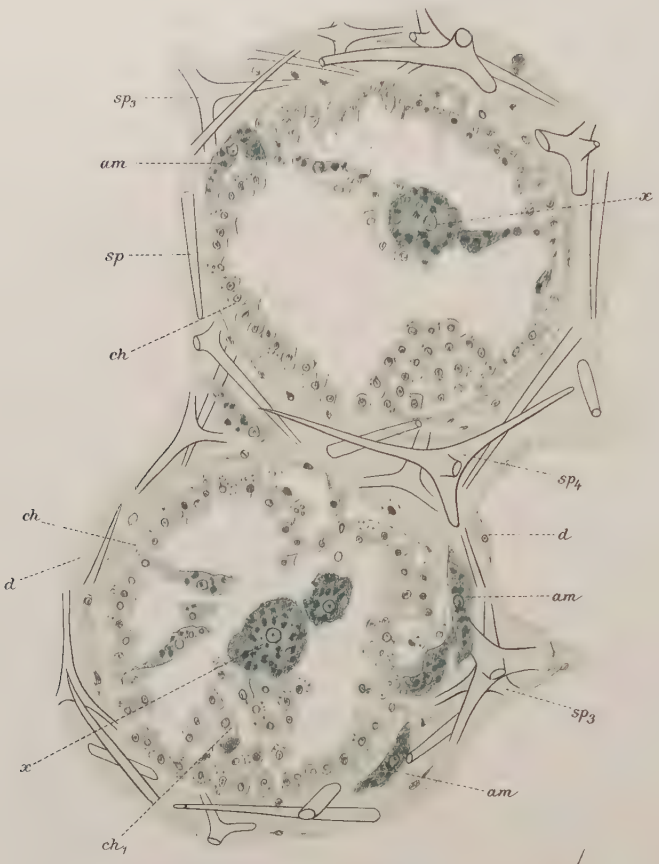
4



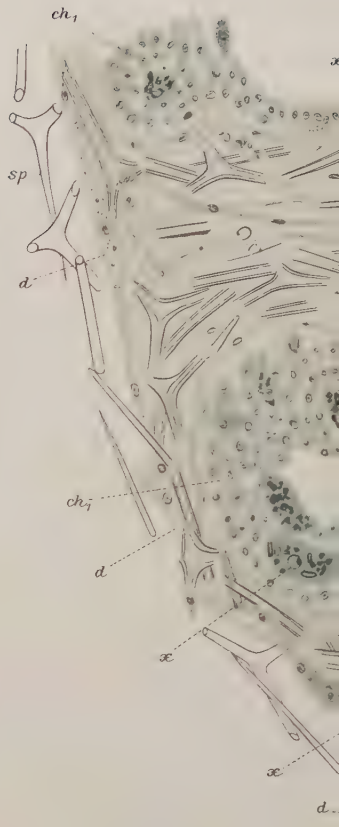
5

R. Ehrlich und O. Maas gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena.

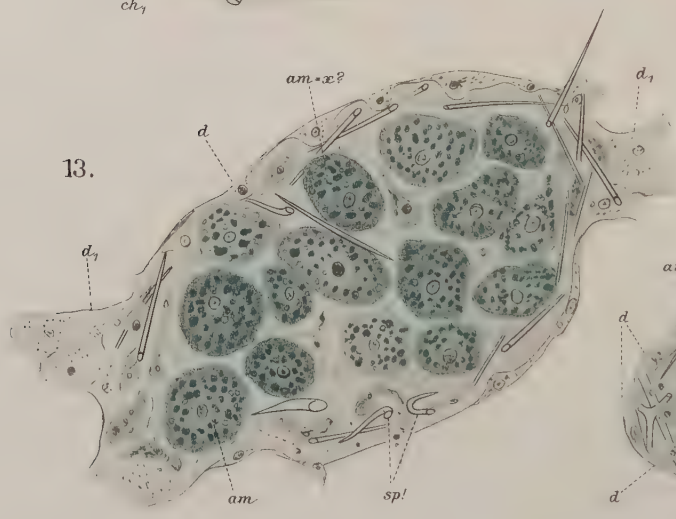
6.



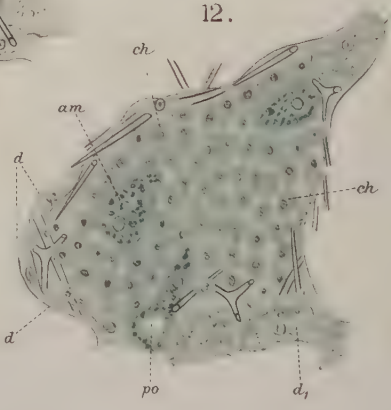

7.




13.



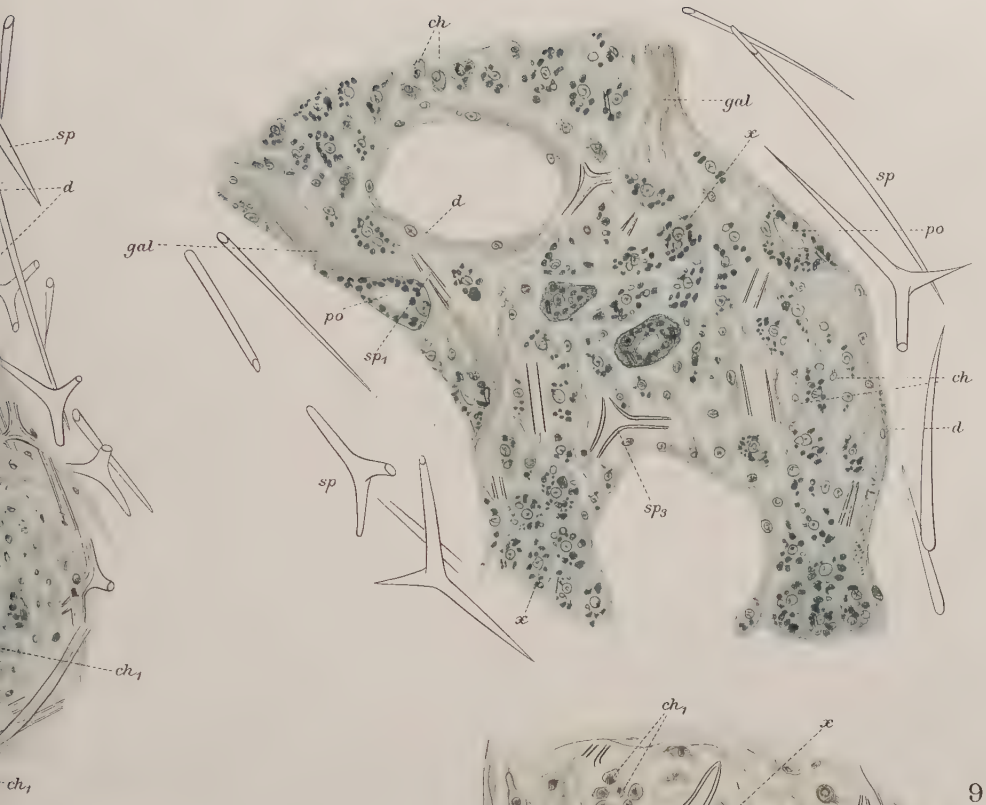

12.



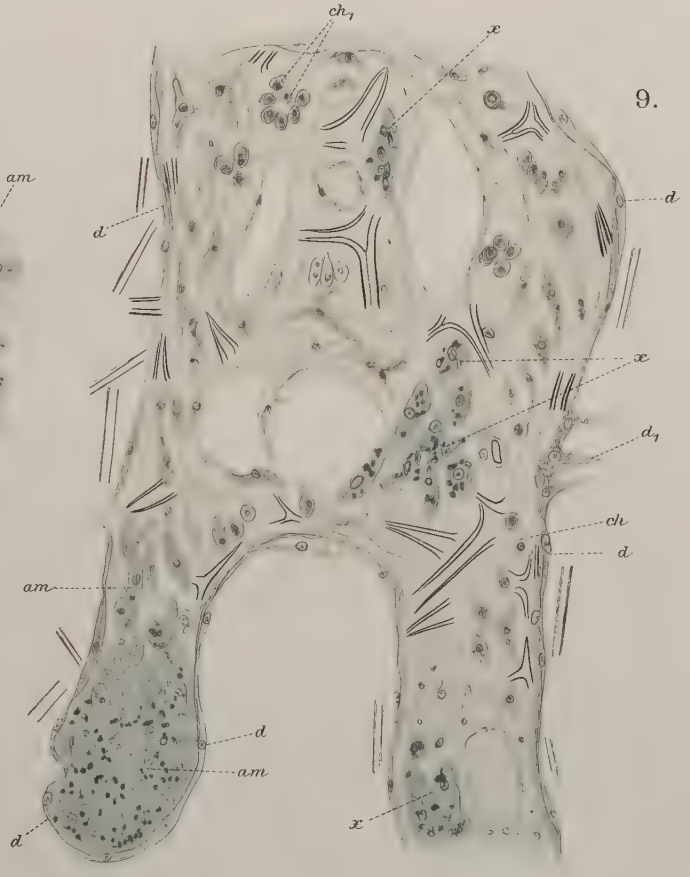

O. Maas gez.

Verlag

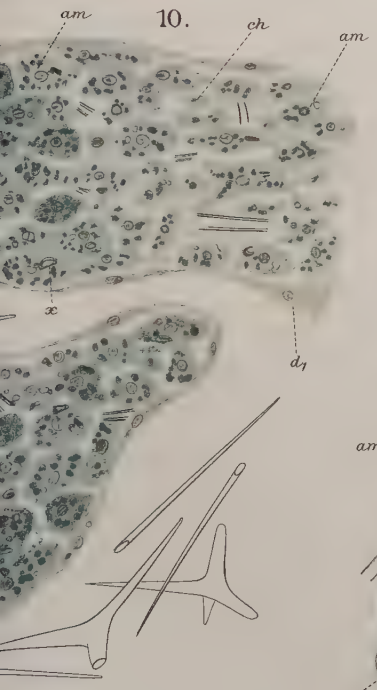
8.




9.




10.

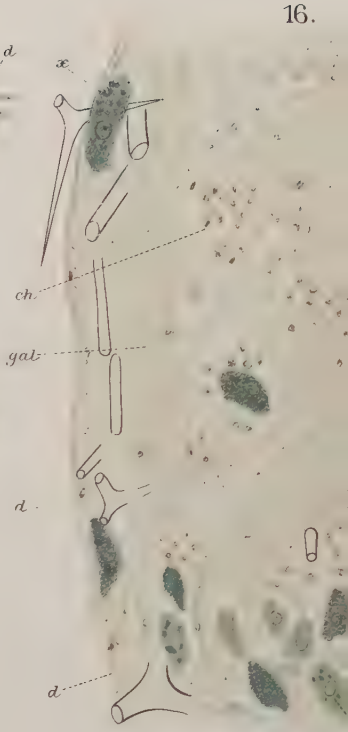



Jena.

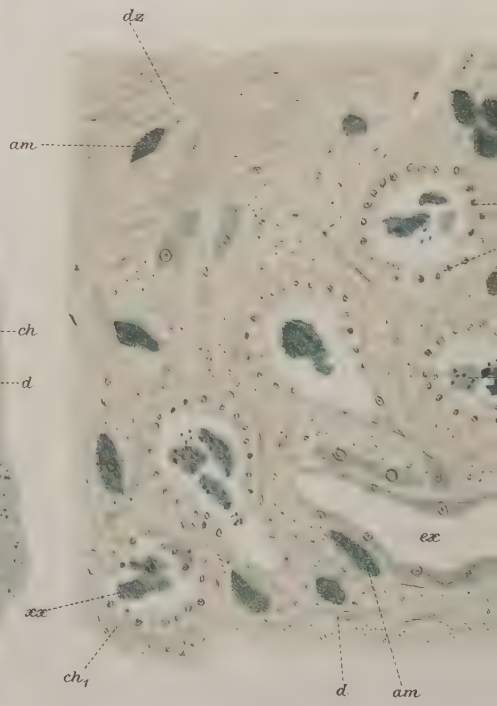
Lith.Anstv.K.Wesser,Jena.

15.

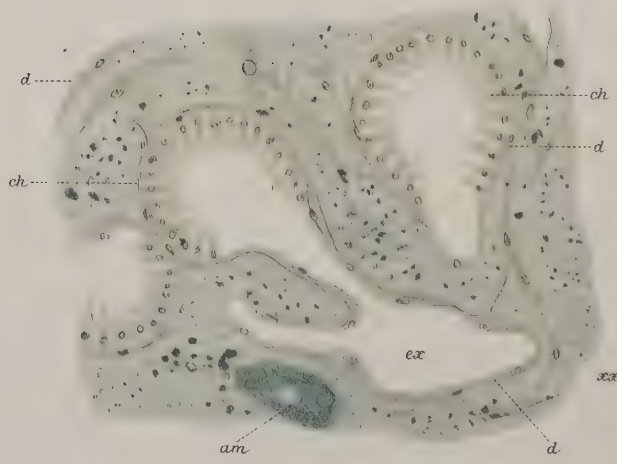
16.




14.




19.

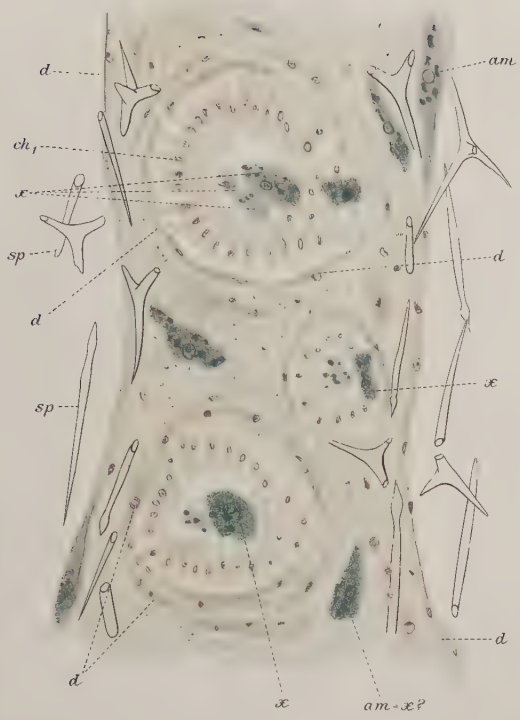



20.

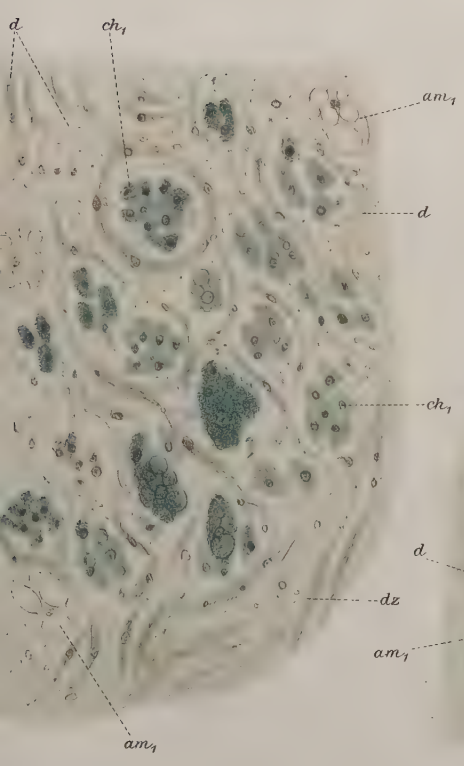
O. Maas gez.

Verlag von

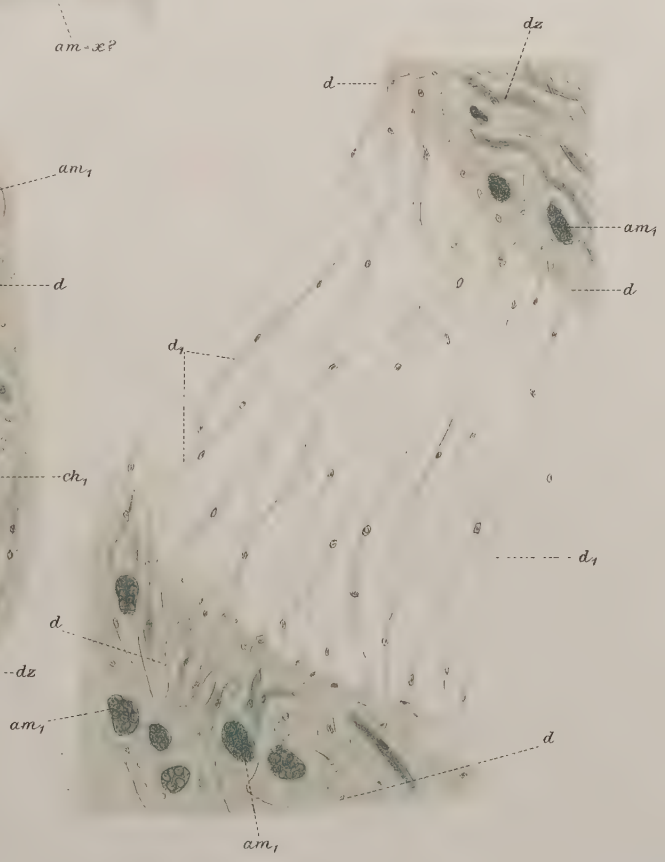
17.




18.




21.




22.



Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.

Fig. 8. Weitere Rückbildung zur Strangform (vgl. Habitusbild, Fig. 3!). Stränge von der Hauptmasse der Spicula (*sp*) zurückgezogen; andere Spicula ($sp_1$, $sp_3$) angenagt im Innern. Choanocyten zum Teil mit den Körnerzellen direkt vereinigt; an einigen derselben noch offene Poren. Grundsubstanz noch reichlich, an einigen Stellen (*gal*) besonders stark und gefärbt hervortretend.

Fig. 9. Etwas andersartiges Stadium, zum Teil, weil zeitlich früher und zum Teil, weil aus der Osculargegend. Grundsubstanz reichlich, Gastralzellen besonders spärlich gegenüber den Dermal- und „Exkretions"zellen. Zerfall in einzelne Stränge auch hier erkennbar.

Fig. 10 u. 11. Weiterer und endgültiger Zerfall, zeitlich sowohl an Fig. 9, besser noch an Fig. 8 unterer Teil anschließend. Grundsubstanz verringert, innere Zellen dichter aneinanderschließend, Choanocyten zum größten Teil von Körnerzellen aufgenommen.

Fig. 11. Schnitt durch die „Gemmula". Außen ein gutschließendes Epithel von Dermalzellen, innen eine gedrängte Masse fast gleichartiger Körnerzellen. In einigen derselben auch Zell- und Spiculareste; einzelne Spicula daneben.

Fig. 12. Damit zum Vergleich Schnitt durch ein junges eben angesetztes Stadium aus der Normalentwicklung, das keinen gastralen Hohlraum besitzt, um zu zeigen, daß hier die innere, kompakte Masse vorzugsweise aus Choanocyten besteht.

Fig. 13. Aufsichtsbild eines anormal verlangsamten Entwicklungsstadiums (durch Verschmelzung zweier Larvenindividuen entstanden) in gewöhnlichem Seewasser; zeigt die innere Masse ausnahmsweise nicht aus Choanocyten, sondern aus großen Körnerzellen bestehend. *sp*! unregelmäßige Spicula.

## Tafel 10.

Fig. 14. *Sycandra raphanus.* Angesetztes Entwicklungsstadium nachträglich in karbonatfreies Seewasser gebracht. Gastralraum kollabierend, seine Zellen zum Teil mehrschichtig, mit körnerbeladenen Zellen und Detritus (ob zellig? *xx*) ins Innere rückend (vgl. Fig. 6, 15 u. 20).

Fig. 15—18. (*Ascandra*) *Leucosolenia lieberkühnii.*

Fig. 15. Schnitt durch ein beginnendes Involutionsstadium (etwas stärker vergrößert wie die übrigen Figuren) aus karbonatfreiem Wasser, Choanocyten an einigen Stellen gehäuft, der Hohlraum selber bereits von Körnerzellen (geschlossenen Porenzellen?) ausgekleidet (vgl. Fig. 14, 6 u. 20).

Fig. 16. Schnitt durch ein Hungerstadium. Grundsubstanz ohne Zellen (*gal*) extrem entwickelt. Gastralzellen nur im Innern, in Herden, dazwischen einige körnchenarme Amöbocyten.

Fig. 17. Schnitt durch einen kompakten Involutionsstrang. Gastralzellen zum Teil schlank erhalten und in toto abgehoben, dadurch mit den dazwischenliegenden Exkretionszellen (*x*) larvenähnliche Bilder vortäuschend. Der sonst einheitliche Gastralraum durch Dermalbalken in einzelne Herde zerlegt.

Fig. 18. Weitere Rückbildung des Stranges, der sich vom Nadelgerüst (*sp*) zurückzieht. Grundsubstanz schwindend, Zellen dadurch einander genähert, syn-

cytial, zum Teil schon Choanocyten von Exkretionszellen resp. Amöbocyten aufgenommen.

Fig. 19—22. *Chondrosia reniformis* 750 : 1.

Fig. 19. Schnitt durch ein kleines Stückchen normales Markgewebe (vgl. auch Textfig. 1) mit Geißelkammern und ausführenden Kanälen (*ex*), um den direkten Zusammenhang von deren Auskleidungszellen mit den die Kammern umgebenden und im „Mesoderm" liegenden Faserzellen zu zeigen.

Fig. 20. Involutionsstadium aus einem isolierten Ausschnitt vor der Regeneration. Im Innern der Kammern Detritus (ob zellig? *xx*) und wirkliche Zellen *x*. Kammerzellen $ch_1$ zum Teil gelockert. *dz* Faserzüge nach der Rinde zu.

Fig. 21. Späteres Involutionsstadium. Kammerzellen mit Archäocyten vereinigt liegen in den Maschen eines Netzwerks; dieses selbst von einfachen dermalen Faserzellen gebildet. $am_1$ „Thesocyt".

Fig. 22. Berührungspartie zweier von selbst verlötender Ausschnitte (durch amöboide gestreckte Dermalzellen verbunden).

VIII.

# Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung.

## Zugleich ein Beitrag zur Frage qualitativ-ungleicher Chromosomen-Teilung.

Von

Theodor Boveri,
Würzburg.

Mit Tafel 11—16 und 24 Textfiguren.

# Inhalt.


Seite

I. Einleitung . . . . . 133
II. Vorbemerkungen über die normale Entwicklung . . . . . 134
III. Die Entwicklung doppeltbefruchteter Eier . . . . . 138
A. Die Entwicklung bis zum Stadium von 16 Zellen . . . . . 138
Typus I . . . . . 138
Typus II . . . . . 143
Typus III . . . . . 148
B. Die weitere Entwicklung . . . . . 150
IV. Die Entwicklung zentrifugierter Eier . . . . . 158
A. Die Entwicklung der einzelnen $^1/_2$-Blastomeren von Ballkeimen . . . . . 161
B. Die Entwicklung ganzer Ballkeime . . . . . 164
V. Gibt es bei Ascaris erbungleiche Chromosomenteilung? . . . . . 171
VI. Ueber die Wertigkeit der primären Blastomeren und ihre Determinierung 191
Literaturverzeichnis . . . . . 212
Erklärung der Abbildungen . . . . . 213

# I. Einleitung.

Trotz des imposanten Versuchs ZUR STRASSENS, auf Grund der Riesenbildungen in die Kausalität der Ascaris-Entwicklung einzudringen, mag es vielleicht zweifelhaft erscheinen, ob es sich lohnen könne, dieses gegen experimentelle Beeinflussung bisher so spröde Objekt weiterhin zu entwicklungsmechanischen Studien zu benützen. Und ich selbst muß gestehen, daß, läge Würzburg am Meer, andere Objekte und Probleme mich vor dem hier bearbeiteten gefesselt hätten. Allein für denjenigen, der seine wissenschaftliche Befriedigung vor allem darin findet, den Vorgängen nachzuforschen, durch die aus den elterlichen Zeugungsstoffen ein neues Individuum von bestimmten Eigenschaften hervorgeht, und der, bei solchen Neigungen, für den größten Teil des Jahres nicht nur mitten im Land sich aufhalten, sondern überdies stets gewärtig sein muß, in der Verfolgung eines lebenden Objekts unterbrochen zu werden, bilden die Ascaris-Eier wegen ihrer Unempfindlichkeit und Anspruchslosigkeit ein unübertreffliches Material. Die auf einen Objektträger aufgestrichenen Eier kann man mindestens für einige Monate trocken in einem kalten Raum aufbewahren, ohne daß sie sich verändern. Hat man Zeit, an ihnen zu arbeiten, so geschieht dies bei Zimmertemperatur, wo sie sich langsam weiterentwickeln; will man die Entwicklung für einige Zeit beschleunigen, so bringt man die Eier in den Wärmeschrank; muß man die Arbeit unterbrechen, so versetzt man sie wieder auf beliebig lange Zeit in Kälte, um sie bei der Fortsetzung der Arbeit ebenso wiederzufinden, wie man sie verlassen hat.

Nimmt man hinzu, daß sich das ganze Jahr hindurch unbegrenzte Mengen dieser Eier zur Verfügung halten lassen, daß vieles, was an anderen Keimen nur durch komplizierte Präparation ermittelt werden kann, sich im Leben verfolgen läßt, sowie endlich die Einfachheit des Studiums der konservierten Objekte, so sind dies Vorzüge, die manche Nachteile aufwiegen.

Und dazu kommt noch, daß sich nun doch auch für diese als fast unangreifbar geltenden Eier allmählich einige brauchbare experimentelle Methoden haben ermitteln lassen. Neben den Naturexperimenten der Riesenbildung und Doppelbefruchtung ist es einerseits die Abtötung einzelner Keimesteile durch ultra-

violettes Licht, andererseits das Zentrifugieren, wodurch mit großer Sicherheit und Genauigkeit Einflüsse auf den sich entwickelnden Keim ausgeübt werden können. Zu diesen Methoden werden sich ohne Zweifel andere gesellen und sich mit ihnen in verschiedener Weise kombinieren lassen. Und so bin ich überzeugt, daß, wenn erst einmal alles herausgearbeitet sein wird, was unser Objekt der experimentellen Forschung gewähren kann, das Ascaris-Ei sich vollberechtigt neben die klassischen Objekte entwicklungsphysiologischer Forschung wird stellen dürfen, nicht nur Bekanntes bekräftigend oder modifizierend, sondern mit fundamentalen Ergebnissen, die anderswo nicht zu gewinnen sind.

## II. Vorbemerkungen über die normale Entwicklung.

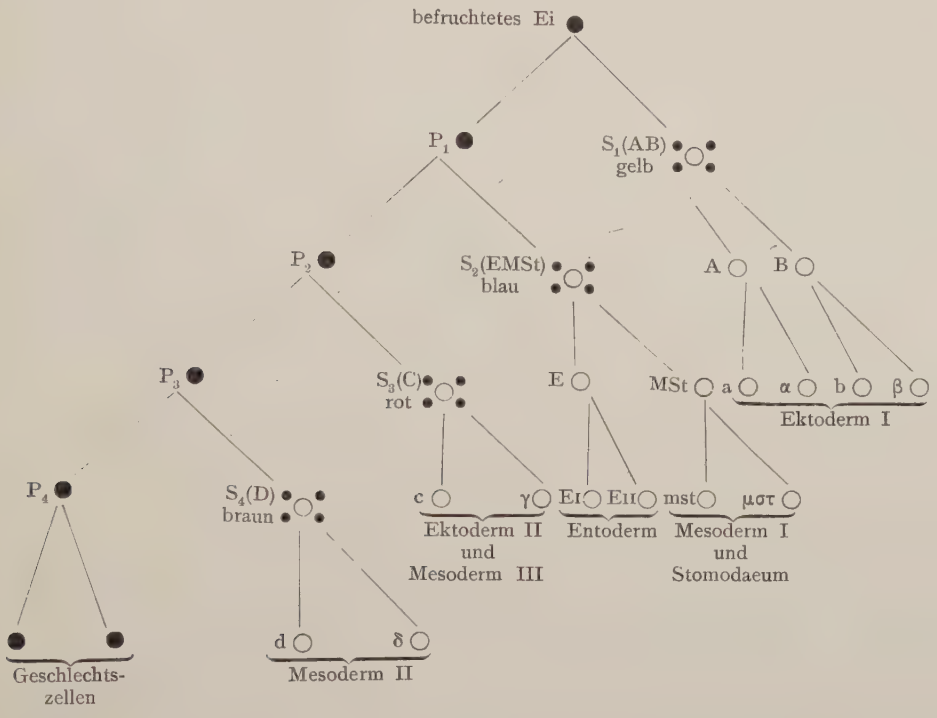
Für das Verständnis der in dieser Arbeit mitgeteilten Tatsachen ist Vertrautheit mit den ersten Stadien der normalen Ascaris-Ontogenese unerläßlich. Zu diesem Behuf sei auf die Darstellung ZUR STRASSENs von 1896 und auf die meinige von 1899 verwiesen; letztere ist insofern günstiger, als die von mir seit 1892 benutzten Bezeichnungen der einzelnen Blastomeren durch Buchstaben und Farben nunmehr von allen Autoren (SPEMANN 1895, ZIEGLER 1895, ZOJA 1896, ZUR STRASSEN 1903, 1906, H. MÜLLER 1903) akzeptiert worden sind.

Damit nun der Leser wenigstens das für den vorliegenden Zweck Wichtigste gleich bei der Hand habe, schicke ich einige Bemerkungen über die normale Entwicklung voraus.

Die Ontogenese der Ascaris-Arten ist bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß sich der Chromatinbestand des Eies nur auf die eine Tochterzelle und von dieser wieder nur auf die eine usw. forterbt, wogegen in der jeweiligen Schwesterzelle (bei deren Teilung) das Chromatin umgeformt und zum Teil abgestoßen wird, ein Vorgang, den wir seit HERLA (1893) als Diminution bezeichnen.

Das hieraus sich ergebende Furchungsschema, wie ich es (1892) entworfen habe, ist mit den Modifikationen, welche die Untersuchungen von ZUR STRASSEN (1896) und H. MÜLLER (1903) hinsichtlich der Schicksale der einzelnen Zellfamilien notwendig gemacht haben, auf p. 135 gezeichnet. In diesem Schema bedeutet der schwarze Kreis eine Zelle mit „Urchromosomen", der weiße Kreis eine Zelle mit diminuiertem Kern, d. i. mit „somatischen" Chromosomen. Der von vier schwarzen Punkten umstellte weiße Kreis bedeutet eine Zelle, bei deren Teilung die Diminution stattfindet. Diese letzteren Zellen habe ich „Ursomazellen" genannt und als $S_1$, $S_2$ usw. unterschieden; die jeweiligen Schwesterzellen, in denen sich der Chromatinbestand des Eies forterbt, bezeichne ich als „Stammzellen" und unterscheide sie als $P_1$, $P_2$ usw.

Die Stammzelle $P_4$ [1]) ist die Urgeschlechtszelle des neuen Individuums; sie liefert durch lauter gleichartige Teilungen dessen Geschlechtszellen; die Gesamtheit der übrigen Zellen repräsentiert das Soma.




Während die Stammzellen in den Abbildungen keine Farbe tragen, ist jede Ursomazelle mit einem bestimmten Ton versehen, der auch für ihre Abkömmlinge, wenn nötig in verschiedenen Nuancen, gebraucht wird.

Die Ursomazelle 1 ist gelb,
„ „ 2 „ blau,
„ „ 3 „ rot,
„ „ 4 „ braun.

Um für spätere Furchungsstadien eine möglichst einfache Nomenklatur zu erhalten, ist jede Ursomazelle in folgender Weise noch mit besonderen Buchstaben bezeichnet.

Die Ursomazelle 1 (gelb) heißt AB; sie spaltet sich in zwei hintereinander gelegene Zellen A und B, und jede von diesen zerfällt dann in eine rechte und linke Zelle: a—α, b—β. Diese Zellen liefern in ihren weiteren Ab-

1) Ich habe früher eine Stammzelle $P_5$ angegeben, deren Existenz von den anderen Autoren bestritten wird. Daß aber wenigstens ausnahmsweise die Zelle $P_4$ sich nochmals in zwei ungleichwertige Zellen: $P_5$ und $S_5$, teilt, daran glaube ich festhalten zu müssen.

kömmlingen ein gleichartiges Epithel, das den weitaus größten Teil des Ektoderms darstellt (Ektoderm I).

Die Ursomazelle 2 (blau) heißt EMSt. Sie teilt sich in zwei hintereinander gelegene Zellen: in die Zelle MSt (dunkelblau), die Urzelle für das Stomodaeum und den größten Teil des Mesoderms (Mesoderm I); und in die Zelle E (hellblau), die Urzelle des Entoderms.

Die Ursomazelle 3 (rot) heißt C. Aus ihr leiten sich die sogenannten Schwanzzellen ab, die das Ektoderm ergänzen (Ektoderm II), sowie, nach MÜLLER, ein Teil des Mesoderms (Mesoderm III).

Die Ursomazelle 4 (braun) heißt D und beteiligt sich in ihren Abkömmlingen am Aufbau des Mesoderms (Mesoderm II).

Ich gebe nun hier, mit Rücksicht auf gewisse, unten zu besprechende Verhältnisse, einige Bilder der ersten Furchungsstadien nach dem Leben wieder. Sie sollen zugleich dazu dienen, die Eigentümlichkeiten der ersten Klüftungen zu illustrieren. Aehnliche Abbildungen nach lebenden Keimen hat bereits ZUR STRASSEN (1906) veröffentlicht. Von diesen unterscheiden sich die hier reproduzierten dadurch, daß sie die Unterschiede in Größe und Dottergehalt der Blastomeren besonders deutlich ausgeprägt zeigen.

Schon vor der Teilung ist in den Eiern vieler, aber durchaus nicht aller Ascaris-Weibchen durch die Anordnung des Dotters eine Heteropolie markiert: der eine Pol ist dotterarm, und in der hierdurch kenntlich gemachten Achse streckt sich das Ei zum Zweck der Teilung [1]). So erhält die eine Zelle, und zwar die größere, weniger Dotter als die kleinere (Fig. A). Sowohl die Größen- als auch die Dotterdifferenz der beiden Blastomeren sind jedoch bei verschiedenen Weibchen sehr verschieden stark; sie können sogar ganz fehlen.

Ich habe früher die größere obere Zelle als die animale, die untere als die vegetative bezeichnet. ZUR STRASSEN unterscheidet sie als dorsal und ventral und nennt die von ihnen abstammenden Zellgruppen die Dorsal- und die Ventralfamilie. Ich werde künftig gleichfalls diese Ausdrücke gebrauchen.

Die dorsale Zelle ist die Ursomazelle 1 (AB), die ventrale die Stammzelle 1 ($P_1$). Der Gegensatz zwischen den beiden Blastomeren, der sich, wie soeben beschrieben, meist schon in der Größe und dem Dottergehalt zu erkennen gibt, manifestiert sich weiterhin durch die Richtung der nächsten Teilung; $P_1$ teilt sich in der Richtung der vorigen Teilungsachse in EMSt und $P_2$; AB teilt sich senkrecht dazu in A und B (Fig. B). So entsteht die merkwürdige **T**-Figur, die durch Umklappen des Längsbalkens zum Rhombus wird (Fig. C). Durch die

1) Vor Kurzem konnte ich mitteilen (1910), daß sich die Ascaris-Eier einige Zeit vor der Teilung in einer Richtung verlängern, die auf der definitiven Teilungsrichtung senkrecht steht.

Richtung des Umklappens werden das Vorn und Hinten des Embryo deutlich; Fig. C und die folgenden zeigen den Keim von seiner rechten Seite.

Wie die Teilung des Eies selbst, so führt auch die Teilung von $P_1$ bei manchen Weibchen zur Bildung von Tochterzellen, die in Größe und Dotter-

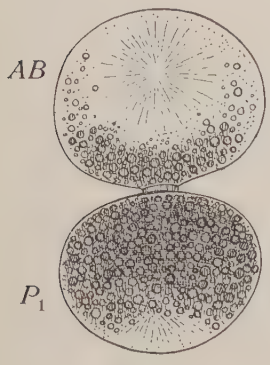


Fig. A.

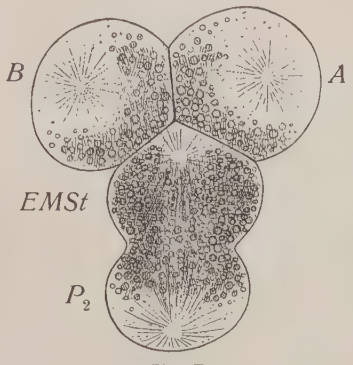


Fig. B.

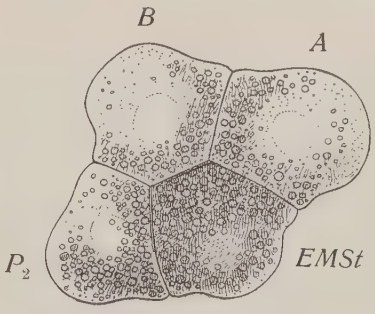


Fig. C.

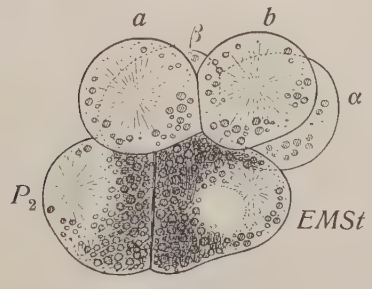


Fig. D.

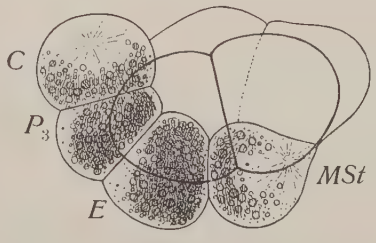


Fig. E.

menge erheblich verschieden sind; stets ist in diesem Fall die Zelle EMSt größer und dotterreicher als $P_2$ (Fig. C, D).

Die Vermehrung der vier Zellen auf acht geht in der Weise vor sich, daß sich die dorsalen Zellen A und B je in eine rechte und eine linke Zelle (a—α, b—β) teilen (Fig. D), die sich alsbald in streng gesetzmäßiger Weise asymmetrisch gruppieren. Die Ventralfamilie hält bei ihrer Teilung an der einreihigen Anordnung in der Medianebene fest (Fig. E); EMSt zerfällt in MSt und E, $P_2$ in $P_3$ und C. Diese vier Zellen bilden miteinander einen Bogen. Auch bei diesen Teilungen kommen Differenzen in Größe und Dotterreichtum der Schwesterzellen vor. Häufig ist $P_3$ kleiner als C; nicht selten erhält E mehr Dotter zugeteilt als *MSt*.

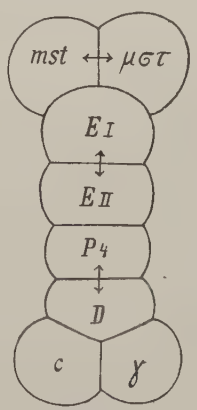


Fig. F.

Fügen wir noch hinzu, daß — wie es in dem Schema der Fig. F ausgedrückt ist — beim nächsten Teilungsschritt der Ventralfamilie die vorderste und hinterste der vier Zellen

sich in eine rechte und linke teilen (MSt in mst und μστ, C in c und γ), die beiden mittleren aber in eine vordere und hintere (E in E I und E II, $P_3$ in $P_4$ und D), so ist damit das für unsere Zwecke Nötigste über die Zellengenealogie gesagt.

## III. Die Entwicklung doppeltbefruchteter Eier.

Dispermie läßt sich bei Ascaris nicht künstlich hervorbringen. Man muß die dispermen Eier aussuchen, die sich gelegentlich, meist sehr spärlich, unter den normalen finden. Da die Eier wegen des Dotters ziemlich undurchsichtig sind, wird sich die Dispermie kaum jemals im ungeteilten Ei erkennen lassen; erst durch die simultane Vierteilung tritt sie hervor.

Ich habe früher (1904 b) für das Ascaris-Ei zwei Typen dispermer Furchung beschrieben: einen, bei dem der für das normale Vierzellen-Stadium charakteristische senkrechte **T**-Balken einmal, den anderen, wo er zweimal auftritt. Inzwischen ist mir noch ein dritter Modus vorgekommen, bei dem der senkrechte **T**-Balken dreimal vertreten ist [1]).

Da das Auftreten dieses radial vom Keimzentrum wegstrebenden Zellenpaares in der Beschaffenheit der Zelle $P_1$ seinen Grund hat, so unterscheide ich die drei Modi kurz als:

Typus mit einer Zelle $P_1$
Typus mit zwei Zellen $P_1$
Typus mit drei Zellen $P_1$.

### A. Die Entwicklung bis zum Stadium von 16 Zellen.

#### Typus I.

Disperme Eier mit einer Zelle $P_1$.

Alle Keime, die ich von diesem Typus beobachtet habe, zeigten, als ich sie auffand, die vier simultan entstandenen Blastomeren zu einem Tetraëder angeordnet. Wie sich später ergeben wird, darf daraus nicht geschlossen werden, daß sich die vier Zellen in tetraëdrischer Stellung voneinander abgeschnürt haben. Daß aber beim Typus I tetraëdrische Anfangsstellung wenigstens vorkommt, schließe ich aus dem in Fig. 1 (Taf. 11) abgebildeten Fall, wo das Tetraëder sich nachträglich zu einem Rhombus umformte. Denn es ist kaum anzunehmen, daß

1) Zwei Keime dieser letzteren Art hatte ich schon früher beobachtet, aber wegen ungünstiger Orientierung nicht richtig gedeutet.

aus quadratischer oder rhombischer Anfangsstellung zunächst die tetraëdrische entstanden ist, um dann wieder zu einer ebenen Anordnung zurückzukehren.

Hinsichtlich der Größe der vier Zellen ist hervorzuheben, daß nach meinen Erfahrungen diejenige, welche sich später als $P_1$ erweist, gewöhnlich deutlich größer, niemals aber kleiner ist, als die drei anderen, die unter sich gleich zu sein scheinen.

Die Entscheidung, welchem der drei Typen ein Keim angehört, bringt stets der nächste Teilungsschritt. Die Zellen teilen sich entweder so, daß die beiden Tochterzellen möglichst gleichmäßig dem übrigen Teil des Keimes aufliegen, oder so, daß die eine Tochterzelle sich vom Gesamtkeim abwendet, so daß sie zunächst meist nur auf ihrer Schwesterzelle aufsitzt. Dies ist also das Gleiche, was im normalen Keim die Zelle $P_1$ tut, wenn sie durch ihre Teilung in EMSt und $P_2$ den Stamm der T-Figur bildet.

Das Spezifische unseres Typus I ist, wie oben schon erwähnt, dieses, daß nur eine der vier Zellen — bei vorhandener Größendifferenz die größte — sich in dieser Weise teilt. Wir geben ihren Abkömmlingen auch hier die Bezeichnungen EMSt (blau) und $P_2$ (weiß), und nennen diese Gruppe die Ventralfamilie. Die drei anderen Zellen entsprechen in ihrem Verhalten der Zelle AB (gelb) des normalen Keimes; es sind also bei unserem Dispermie-Typus I drei Dorsalfamilien vorhanden.

Die weitere Entwicklung sei zunächst an dem Embryo der Fig. 1 verfolgt. Nachdem sich (b) die vier Zellen zu einem Rhombus geordnet haben, teilt sich (c) zuerst die Zelle $P_1$ in EMSt und $P_2$. Von Anfang an ist $P_2$ der einen Dorsalzelle stark genähert und mit dieser kommt sie alsbald in breiten Kontakt (d). Diese Seite des Keims wird dadurch zur hinteren gestempelt; wir sehen also den Embryo in allen folgenden Figuren annähernd von seiner linken Seite. In e, f und g verfolgt man die Teilung der drei Dorsalzellen. Auf eine Vergleichung der Teilungsrichtungen mit derjenigen der normalen Zelle AB gehe ich nicht ein.

In Fig. 1 h vollzieht sich die nächste Teilung der Ventralfamilie. In völlig typischer Weise entsteht eine einfache Reihe von vier Zellen, die wir als MSt, E, $P_3$ und C bezeichnen dürfen. In Fig. 1 l sehen wir diese vier Zellen zu einem Bogen angeordnet, der vollkommen den Verhältnissen eines normalen Embryo bei seitlicher Ansicht entspricht. (Man vergleiche z. B. meine Figg. 12 a und 13 a in der Festschrift f. KUPFFER). Aber während diesem vierzelligen Bogen normalerweise nur vier primäre Ektoblastzellen aufruhen, sind es in unserem Falle zwölf, indem sich die sechs gelben Zellen inzwischen wieder geteilt haben.

Ich hatte die Absicht gehabt, den Keim noch bis zur nächsten Teilung der Ventralzellen sich entwickeln zu lassen. Da er jedoch durch den Druck des Deckglases etwas abgeplattet worden war und unter dieser Pressung zu leiden schien

— besonders die unaufhörlichen amöboiden Bewegungen der vier Ventralzellen schienen mir darauf hinzudeuten — tötete ich ihn auf dem erreichten Stadium ab.

Das gefärbte Präparat ist in Fig. 1 n und o gezeichnet; n bietet den Embryo in Oberflächenansicht von der linken Seite dar; in o sind bei gleicher Lage die tief gelegenen gelben Zellen dargestellt. Wie nach der Furchungsart zu erwarten war, enthalten die zwölf gelb gezeichneten Zellen diminuierte Kerne; und die Beschaffenheit der Diminutionskörner beweist, daß auch in den dreien, die gerade wieder in Teilung begriffen sind, die Diminution schon mindestens bei der vorigen Teilung erfolgt sein muß.

Im Gegensatz dazu weisen alle vier Zelle der Ventralfamilie ursprüngliche Kerne auf. Darin liegt eine gewisse Abweichung von dem zu Erwartenden. Denn nach dem Vorbild des normalen Embryo sollten nur $P_3$ und C Urchromosomen besitzen, bei der Entstehung von E und MSt dagegen hätte die Diminution eintreten sollen. Da wir wissen, daß auch sonst die Diminution um einen Teilungsschritt hinausgeschoben sein kann, so daß sie z. B. in der normalen Dorsalfamilie bald in der Zelle AB, bald erst in deren Tochterzellen erfolgt (vergl. Boveri 1899), und daß, wie Zur Strassen (1906, p. 47) beobachtet hat, auch in der Ventralfamilie unter abnormen Umständen die Diminution in den typischen Ursomazellen unterbleiben kann, wird man dieser Abweichung kein besonderes Gewicht beilegen müssen. Ich füge gleich hinzu, daß dies der einzige Fall ist, wo ich in einem dispermen Keim die Chromatinzustände nicht völlig meinen Erwartungen entsprechend gefunden habe.

Ein gewisser Grund für die Ausnahme könnte vielleicht darin erblickt werden, daß in den dispermen Keimen des Typus I die Zelle $P_1$ wahrscheinlich aus dem Teil des Eies entsteht, der normalerweise nur die untere Hälfte dieser Zelle bildet, daß also EMSt in unserem Fall Plasma enthält, das beim normalen Keim in die Stammzelle $P_2$ zu liegen kommt. So ließe sich ein längeres Verharren von EMSt auf dem Zustand der Stammzellen verstehen.

Einen zweiten Embryo des Typus I, der gleichfalls vom Stadium von vier Zellen bis zu dem von sechzehn verfolgt worden ist, gibt Fig. 2 (Taf. 11) wieder. Auch dieser Keim wurde als tetraëdrische vierzellige Gruppe gefunden, behielt aber diese Gruppierung auch weiterhin bei. Die Zelle $P_2$ sitzt zunächst rings frei auf EMSt auf (Fig. 2 b) und gewinnt dann, nachdem sich zwei der drei Dorsalzellen geteilt haben (c) Anschluß an eine dieser Zellen. Die Ansicht der Fig. 2 c läßt sich danach als ziemlich genaue Ventralansicht bezeichnen, woraus sich ergibt, daß die drei Zellen AB in ihrer Teilungsrichtung nicht allzu sehr von der normalen Dorsalzelle abweichen. In Fig. 2 f hat der Embryo, der sich hier wieder in ziemlich reiner Ventralansicht präsentiert, eine sehr symmetrische Gestalt gewonnen.

In g finden wir vier der sechs Dorsalzellen geteilt; in h ist auch die Teilung von $P_2$ in $P_3$ und C vollzogen. Während dieser Veränderungen hat sich der Embryo in seiner Schale hin und her gedreht, und erst in i zeigt er sich wieder in ziemlich genauer Ventralansicht. Hier ist nun das ganz typische Verhältnis von EMSt, $P_3$ und C gut zu übersehen; es entspricht sehr genau dem Zustand meiner Fig. 11 (1899), nur eben wieder mit dem Unterschied, daß mit dieser typischen Ventralfamilie fast das Dreifache der normalen Ektoblastmenge verbunden ist.

In l endlich ist auch die Teilung von EMSt vollzogen, diese nun aber, anstatt in der Längsrichtung der Ventralfamilie, quer zu ihr. Dies ist ein Vorkommnis, welches bei Keimen mit gestörter Zellconfiguration nicht ganz selten beobachtet wird und sowohl mir selbst bei einigen anderen dispermen Keimen begegnet ist, als auch unter den T-Riesen Zur Strassens sein Analogon hat. Es kann also die Qualifizierung der fraglichen Zelle als EMSt nicht erschüttern.

In Fig. 2 m und n ist der einige Zeit nach dieser Teilung abgetötete Embryo abgebildet. Er besteht aus 16 Zellen; m gibt ihn in der gleichen Ansicht von der Ventralseite wieder, wie die vorausgehenden Figuren; in n sind bei gleicher Orientierung die vier bei tieferer Einstellung sichtbaren Zellen gezeichnet.

Hinsichtlich der Diminution entspricht der Keim vollständig der gegebenen Deutung. Die dreimal vier Zellen der Dorsalfamilien enthalten diminuierte Kerne; $P_2$ und C sind die einzigen Zellen mit ursprünglichen Kernen; in den beiden blauen Zellen lassen die an ihrer Berührungsfläche liegenden kleinen Chromatinbrocken noch erkennen, daß bei der kurz vorher abgelaufenen Teilung die Diminution stattgefunden hat.

In Fig. 3 (Taf. 11) ist die Anfangsgeschichte eines dispermen Embryos wiedergegeben, die dadurch von dem typischen Verhalten abweicht, daß zwar zuerst vier selbständige, tetraëdrisch gruppierte Blastomeren vorhanden zu sein schienen, später aber zwei davon wieder zu einer einheitlichen Kugel zusammenflossen (Fig. 3 a). Diese Erscheinung ist mir bei dispermen Keimen öfter begegnet; sogar nachträgliche Verschmelzung von dreien der vier primären Blastomeren ist mir einmal vorgekommen; dieser Fall wird unten besprochen werden. Wie diese Vorkommnisse zu deuten sind, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben. Nachdem ich früher (1897) habe feststellen können, daß in Seeigel-Eiern, die mehrpolige Mitosen enthalten, zwischen Polen, die kein Chromatin zwischen sich haben, in der Regel keine dauernde Zelldurchschnürung stattfindet, liegt es gewiß am nächsten, für die gleiche Erscheinung des Ascaris-Eies das gleiche Moment verantwortlich zu machen; und wir werden dafür bei Besprechung der Fig. 5 (Taf. 12) noch eine gewichtige Stütze kennen lernen. Auf der anderen Seite allerdings

unterliegt es, wie ich schon 1888 mitteilen konnte, keinem Zweifel, daß sich bei Ascaris um eine Sphäre, die mit keiner der anderen durch Chromosomen verbunden ist, ein Stück Protoplasma vollständig und dauernd abgrenzen kann. Danach wird man das Verhältnis wahrscheinlich ganz ebenso beurteilen müssen, wie beim Seeigel-Ei[1]): daß dauernde Protoplasmadurchschnürung zwischen Zentren, die nicht durch Chromatin verbunden sind, zwar vorkommt, aber nur in seltenen Fällen.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu unserem Keim zurück, so hat sich in Fig. 3 b eine der beiden einwertigen Zellen geteilt, in einer Weise, die dieser Zelle den Charakter einer Dorsalzelle zuweist. In Fig. 3 c teilt sich, wie vorauszusehen war, die doppelwertige Zelle simultan in vier Zellen. Daß ich auch diesen vier Zellen und ihren Abkömmlingen den gelben Ton gebe und ihnen damit die Wertigkeit von dorsalen Zellen zuschreibe, wird sich im Kapitel VI rechtfertigen. Zuletzt teilt sich die zweite einwertige Zelle, und zwar, wie d lehrt, nach dem Typus der Ventralzelle $P_1$. Die Anordnung der Zellen ist nun fast identisch mit derjenigen des vorher besprochenen Keimes in Fig. 2 f. In Fig. 3 e ist die Teilung von $P_1$ in EMSt und $P_2$ vollzogen; die letztere Zelle ist bereits in Umklappung nach oben begriffen. Sie legt sich nun (f, g) so an zwei benachbarte gelbe Zellen an, daß ihre Schwesterzelle EMSt bei der Rückenansicht, in der sich der Keim von jetzt an präsentiert, verdeckt bleibt. In der Periode zwischen f und i vermehren sich die gelben Zellen von sechs auf zwölf, und nachdem im Stadium i auch EMSt und $P_2$ sich zur Teilung bereit zeigten und die erstere sich dann einzuschnüren begann, wurde der Embryo getötet. Das gefärbte Präparat ist in Fig. 3 k in ventraler, in l in dorsaler Ansicht wiedergegeben. Es entspricht in jeder Hinsicht unseren Voraussetzungen. Alle gelb gezeichneten Zellen besitzen diminuierte Kerne. Die Teilungsachsen in der Ventralfamilie sind in typischer Weise orientiert; es würde, wenn auch $P_2$ sich geteilt hätte, die einfache bogenförmige Reihe von vier Zellen vorliegen. $P_2$ enthält eine Aequatorialplatte mit Urchromosomen; bei der Teilung von EMSt hat sich die Diminution vollzogen.

Auf den dispermen Keim der Fig. 4 (Taf. 12), der hauptsächlich wegen seiner späteren Entwicklung von Interesse ist, komme ich im nächsten Abschnitt zurück. Als letzte Illustration für den Typus I gebe ich in Fig. 5 (Taf. 12) die Anfangsgeschichte jenes oben schon erwähnten Keimes, bei dem nach anfänglich scheinbarer Vierteilung durch Wiederzusammenfließen dreier Blastomeren der Zustand von Fig. 5 a entstanden war. Die große Zelle ist also hier dreiwertig, und dies zeigt sich deutlich beim nächsten Teilungsschritt, wo sie den Versuch macht, sich simultan in sechs Zellen zu teilen (Fig. 5 b), was aber nicht gelingt.

1) Vergl. hierzu Ziegler (1898), E. B. Wilson (1901), Teichmann (1903), M. Boveri (1903).

So sehen wir die Zelle in *c* wieder zur Kugelform zurückgekehrt, und nun teilt sich die einwertige Zelle nach dem Typus $P_1$. Ihre Abkömmlinge EMSt und $P_2$ erfahren die normale Umklappung (Fig. 5 d, e, f), bis sie beide der großen Zelle angeschmiegt sind. Diese ist als sechswertig in den Ruhezustand zurückgekehrt und beginnt nun (g) mit einem neuen Klüftungsversuch, bei dem ungefähr die zu erwartende Zahl von zwölf Vorwölbungen auftritt. In diesem Zustand wurde der Keim getötet (Fig. 5 h). Die Zellen EMSt und $P_2$ enthalten ursprüngliche Kerne, in dem gelben Komplex ist alles diminuiert.

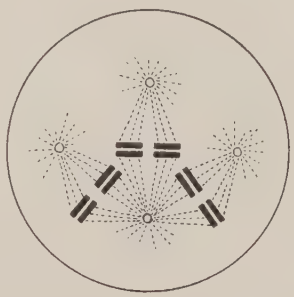


Fig. G.

Die Kerne der Zellen EMSt und $P_2$ sind so abnorm groß, daß sie mindestens sechs Chromosomen enthalten müssen. Dies aber setzt eine Teilungsfigur des Eies voraus, bei welcher derjenige der vier Pole, der für die Zelle $P_1$ bestimmt ist, mit allen sechs Chromosomen in Verbindung steht, wie es in Fig. G schematisch dargestellt ist. Das heißt: es können in diesem Ei die drei oberen Pole nicht durch Chromosomen verbunden gewesen sein; und darin eben liegt eine Bestätigung für die oben ausgesprochene Vermutung, daß das Wiederverschwinden von Furchen zwischen solchen Polen eintritt, die kein Chromatin zwischen sich haben.

## Typus II.

### Disperme Eier mit zwei Zellen $P_1$.

Als ich diesen Typus vor 6 Jahren kurz beschrieb (1904 b), bezeichnete ich ihn als den häufigsten. Auch ZUR STRASSEN, der in seinem großen Werk (1906, p. 277, 282) einige disperme Eier beschrieben und abgebildet hat, scheint diese Furchungsart am häufigsten beobachtet zu haben. Nach meinen jetzigen Erfahrungen halte ich es jedoch für kaum angängig, in dieser Beziehung etwas Generelles auszusagen. Ich habe seither mehrere Weibchen untersucht, bei denen sich alle von mir beobachteten dispermen Eier nach dem Typus III furchten. Man wird also nur sagen dürfen: bei den Eiern des gleichen Muttertieres besteht eine entschiedene Prädilektion für die eine oder die andere Klüftungsart.

Der Typus II erscheint auf den ersten Blick als der verständlichste. Ich habe ihn früher als „Doppelfurchung" charakterisiert; und in der Tat: betrachtet man solche Keime auf dem Stadium von acht Zellen, so sehen sie so aus, als hätte man zwei normale **T**-förmige Vierzellen-Keime aneinander geschweißt. ZUR STRASSENS Figg. $TTTT_3$ und UUUU (p. 282, 283) liefern dafür gute Beispiele. Es gibt zwei Blastomeren A, zwei B, zwei EMSt und zwei $P_2$;

ganz ähnlich, wie bei der regulären Furchung eines dispermen Seeiges-Eies Mesomeren, Makromeren und Mikromeren in doppelter Zahl auftreten (DRIESCH).

Alle Keime des Typus II habe ich erst nach der vollendeten Vierteilung des Eies gefunden, ausnahmslos in tetraëdrischer Anordnung der vier Zellen. Wie schon beim Typus I erwähnt, folgt daraus nicht, daß sich die vier Zellen in dieser Stellung von einander abgeschnürt haben müssen.

In einigen Fällen entsprach die Dotterverteilung deutlich der späteren Furchung; zwei Zellen waren heller als die beiden anderen, sie erwiesen sich später als die beiden Dorsalzellen. Dagegen ist die Größe der Zellen kein Kriterium für ihre Qualität. Es kommt zwar vor, daß bei vorhandenen Größenunterschieden die beiden größten die Zellen AB sind; aber manchmal, wie in dem Keim der Fig. 6, ist eine Zelle AB die kleinste von allen.

Ich bilde fünf Keime des Typus II ab in Figg. 6, 7 und 8 (Taf. 12), Figg. 9 und 10 (Taf. 13). Die drei ersten sind völlig typisch; bei den zwei letzten ist das Gleiche eingetreten, was uns oben beim Typus I in Fig. 3 begegnet ist, daß von den vier scheinbar völlig isolierten Zellen nachträglich zwei wieder zusammengeflossen sind.

Auch hier werden die Zeichnungen eine ins Einzelne gehende Beschreibung überflüssig machen. Dadurch, daß die Keime in verschiedener Weise zum Beschauer orientiert sind, und daß auch nicht selten ein Keim, während er in seiner Entwicklung verfolgt wurde, sich in seiner Schale gedreht hat, geben die einzelnen Zeichnungen verschiedene Ansichten ungefähr gleicher Stadien wieder und erleichtern dadurch die Formvorstellung.

Allgemein läßt sich sagen, daß der Uebergang vom Vier- zum Achtzellen-Stadium bei unserem Typus in der Weise abläuft, daß zwei Zellen sich in ungefähr radialer Richtung teilen, die beiden andern paratangential. Fast immer lassen sich nach dieser Teilung aus den acht Zellen zwei vierzellige **T**-Figuren heraus erkennen, die sich in manchen Fällen ungefähr decken, in anderen einen Winkel miteinander bilden. Dabei sind die vier gelben Zellen entweder zu einem Rhombus angeordnet, oder sie können auch, wie in Fig. 8 b, eine **T**-Figur bilden.

Falls die beiden Ventralfamilien nicht schon von Anfang an parallel nebeneinander stehen, so gewinnen sie doch später eine solche Beziehung. Fig. 8 ist in dieser Hinsicht lehrreich. Nachdem sich zuerst die eine Zelle $P_1$ streng radial in EMSt und $P_2$ geteilt hat (Fig. 8 d), ist in e auch die zweite geteilt; und dieses zweite Paar steht nun zunächst von dem ersten weit ab und hält eine andere Richtung ein. Durch allmähliche Zellverschiebungen aber, wie sie in f—k zu verfolgen sind, ordnen sich die beiden Ventralfamilien parallel nebeneinander, so daß sie schließlich einen ebenen Rhombus miteinander bilden, wie er in Fig. 8

k und l in schiefer Ansicht zu sehen ist. Es scheint mir, daß dieser „Ventralrhombus", wie er kurz genannt sein mag, in allen Fällen des Typus II früher oder später erreicht wird. Wir sehen ihn in Fig. 7 d—f in Flächenansicht, in Fig. 6 e, f in Kantenansicht. Es muß sich hier wohl um eine Anziehung der homologen Zellen aufeinander handeln. Die zentrifugierten Eier werden uns eine entsprechende Erscheinung noch deutlicher darbieten.

Dem Ventralrhombus ruhen die vier Dorsalzellen in der Regel so auf, daß zwei sich vorn an die Zellen EMSt anschließen, während die zwei anderen auf die eine Fläche des Ventralrhombus herabgerückt sind, wodurch diese Seite zur dorsalen gemacht wird. Dies ist in Figg. 8 i und 7 c bei ungefähr seitlicher, in 7 d und e bei Flächenansicht des Ventralrhombus zu sehen. Durch diese Verschiebung wird etwas annähernd Aehnliches erreicht, wie im normalen vierzelligen Keim durch das Umklappen der Ventralfamilie: die Endzelle dieser Familie kommt mit einer Dorsalzelle in Kontakt oder wenigstens in ihre Nähe. Wenn wir in Fig. 7 d die rechten vier Zellen ins Auge fassen, so entsprechen sie in ihrer Gruppierung fast genau einem vierzelligen Keim nach Erreichung der Rhombenform bei dorsaler Ansicht. Für die linken vier Zellen ist diese Normalgestalt nur annähernd erreicht, da die linke Zelle $P_2$ sich mit der entsprechenden gelben Zelle nicht berührt.

Bei dieser Aehnlichkeit des doppelt gefurchten Keimes der Fig. 7 d mit zwei parallel aneinander gepressten normalen ist jedoch zu beachten, daß die beiden gelben Zellenpaare, von denen wir eines der rechten, eines der linken Ventralfamilie zugeordnet haben, nicht, wie im normalen Keim, Schwesterzellen sind.

Erwähnt mag sein, daß der gelbe Rhombus der Fig. 7 d in seiner Asymmetrie ebenso zur Medianebene orientiert ist, wie das vierzellige primäre Ektoderm eines normalen Keimes. Und im Zusammenhang damit ist noch ein weiterer Vorgang bemerkenswert. Im normalen achtzelligen Keim vollziehen sich an den vier primären Ektoblastzellen wichtige Umordnungen, wobei ihre zuerst rhombische Gruppierung in eine T-förmige übergeführt wird. Eine ähnliche Umformung vom Rhombus zum T kommt auch auf dem in Rede stehenden Stadium des Dispermietypus II vor. Man erkennt sie in Fig. 7 e (noch nicht ganz vollzogen) von der Fläche und in Fig. 8 i in ungefähr seitlicher Ansicht. Natürlich ist hierbei im Auge zu behalten, daß, wenn an dieser Zellverschiebung eine Aehnlichkeit mit normalen Verhältnissen hervorgehoben wird, beide Umordnungsvorgänge nicht streng vergleichbar sind, da derjenige des normalen Keimes sich erst im achtzelligen Stadium abspielt, während wir bei unseren dispermen Keimen erst im doppelt-vierzelligen Stadium stehen. Die Verschiebung führt hier insofern zu einem mehr typischen Zustand, als dadurch, wie Fig. 7 e lehrt, nun beide Zellen $P_2$

mit primärem Ektoblast in Kontakt gebracht sind, ein Zustand, der sich auch weiterhin erhält.

Daß übrigens die gelben Zellen nicht immer so weit auf die eine Fläche des Ventralrhombus übergreifen, wie in den Keimen der Figg. 7 und 8, lehrt Fig. 6 e, f, wo keine der beiden Zellen $P_2$ Anschluß an die Dorsalfamilien gefunden hat. Sehr ähnlich mit diesem Embryo scheint mir der von ZUR STRASSEN in Fig. SSSS (p. 277) abgebildete zu sein, auf den ich unten noch zurückzukommen habe.

Für die nächste Teilung der gelben Zellen läßt sich sagen, daß sie häufig senkrecht zu den beiden Längsbalken erfolgt, wobei die Teilungsachsen der vier Zellen außerdem ungefähr paratangential orientiert sind. Dies ist besonders gut an Fig. 7 g zu sehen, die den Keim etwas schief von links dorsal darstellt. Man vergleiche dieses Bild mit einer entsprechenden Ansicht des normalen Keims beim Uebergang vom Vier- zum Achtzellenstadium (z. B. die Figg. 10 b und 11 b meiner deskriptiven Arbeit, 1899). Wie hier jede der beiden gelben Zellen in eine rechte und linke zerfällt, so geschieht es in unserem dispermen Keim mit den v i e r Dorsalzellen; die vorderste und hinterste sind schon geteilt, die beiden mittleren gerade in Teilung begriffen.

Werfen wir jetzt einen Blick auf Figg. 9 und 10 (Taf. 13), so verhalten sich die beiden Ventralfamilien ebenso wie in den bisher betrachteten Objekten; sie bilden schließlich (Fig. 9 g, Fig. 10 e, f) den charakteristischen Rhombus mit einander. Die zwei zunächst anscheinend selbständigen Dorsalzellen (Fig. 10 a) sind nachträglich wieder zusammengeflossen (Figg. 10 b, 9 a), und der nächste Teilungsschritt führt, wie zu erwarten, zu simultaner Vierteilung (Figg. 9 d, 10 d). Aber auch dieses Mal kommt es in beiden Keimen nicht zu völliger Separation; nur zwei der vier Zellen werden wirklich selbständig, die beiden anderen fließen abermals zusammen.

Der Keim der Fig. 9 ist während des nächsten Teilungsschrittes der Dorsalzellen abgetötet worden (Fig. 9 i, k). Von den zwei einwertigen hat sich die eine vor Kurzem geteilt, die andere ist gerade in Teilung (i). Die zweiwertige Dorsalzelle (Fig. 9 k) zeigt die zu postulierenden vier Pole, die aber nur zwei Spindeln zwischen sich gebildet haben. Wahrscheinlich würde die Teilung auch in diesem Falle nicht zur Entstehung von vier Zellen geführt haben; wenn doch, so wäre eine davon kernlos geworden.

Aehnlich verhält es sich mit dem Embryo der Fig. 10. In f ist die eine der beiden einwertigen Zellen geteilt, in g ist die zweiwertige gerade in Vierteilung begriffen; kurz darauf wurde der Keim getötet. Man sieht in Fig. 10 i von der in Vierteilung begriffenen gelben Zelle am oberen Rande des Bildes zwei Tochterzellen, außerdem rechts die noch ungeteilte einwertige Dorsalzelle mit ursprünglichem Kern, links nebeneinander die zwei vor Kurzem gebildeten Schwesterzellen.

Für alle beobachteten Keime gilt, daß die Dorsalzellen beim Uebergang des achtzelligen Keims zum sechzehnzelligen diminuiert werden.

Kehren wir nun zu den weiteren Schicksalen der beiden Ventralfamilien zurück, so teilen sich die Zellen EMSt (blau) in der Längsrichtung ihrer Familie, wie im normalen Keim, wobei allerdings kleine Abweichungen vorkommen. Typische Längsteilung der beiden Zellen EMSt zeigt Fig 7i; in Figg. 6g und 8m, wo erst eine von beiden in Teilung ist, ist diese Teilung gleichfalls eine ausgeprägte Längsteilung. Der Keim der Fig. 10i scheint mit seiner rechten blauen Zelle eine Ausnahme zu bilden; aber auch diese ist, wie andere Ansichten des Embryo mich lehrten, in der Hauptsache nur scheinbar und rührt daher, daß sich die Ventralfamilien in starker Verkürzung präsentieren.

Wo eine Zelle EMSt in Teilung gefunden wurde, war damit ausnahmlos die Diminution verbunden, wie in der normalen Ontogenese.

Völlig typisch endlich verlief in allen von mir beobachteten Fällen die Teilung der beiden Zellen $P_2$ in $P_3$ und C. Wie in der normalen Entwicklung die Teilungsachse von $P_2$ mit derjenigen von EMSt einen Winkel bildet, der sich fast einem rechten nähern kann, so findet sich ein solcher Winkel auch stets mehr oder weniger ausgeprägt bei unseren dispermen Keimen, wie dies an allen abgebildeten zu sehen ist. Dabei können die Teilungsachsen der beiden Zellen $P_2$ unter sich ungefähr gleichsinnig gerichtet sein oder auch divergieren. Den ersteren Fall repräsentieren die Keime der Figuren 6, 7 und 8, die überhaupt von allen, die ich beobachtet habe, den normalen Verhältnissen am nächsten kommen. Fig. 6g, welche den Embryo ziemlich genau in Ventralansicht darbietet, zeigt, wie die linke (im Bild rechte) Zelle C dorsalwärts aus der Ebene des früheren „Ventralrhombus" heraustritt; und das gleiche wird nach der Stellung der Teilungsfigur mit der anderen Zelle C der Fall sein. Ganz Entsprechendes bietet Fig. 7g und h, und in mehr seitlicher Ansicht Fig. 8m und n. Während sich in diesen Fällen die beiden Zellenpaare $P_3$—C nebeneinander ordnen, finden wir sie im Embryo der Fig. 9 (h, i, k) hintereinander in eine Reihe gestellt. Hier ist die Abbiegung des Paares $P_3$—C gegen EMSt zwar auch für beide Ventralfamilien gleichsinnig erfolgt, aber in der Ebene des Ventralrhombus, wogegen sie in den vorher betrachteten Fällen aus ihr herausführt.

Starke Divergenz der Teilungsachsen der beiden Zellen $P_2$ bietet Fig. 10i; als ein Folgestadium dazu darf wohl der schon erwähnte Embryo betrachtet werden, den ZUR STRASSEN (1906, p. 277) abgebildet hat.

Ausnahmslos treten bei der Teilung der Zellen $P_2$ in $P_3$ und C Urchromosomen auf, wie in der normalen Ontogenese.

## Typus III.

### Disperme Keime mit drei Zellen $P_1$.

Dieser Typus war mir, als ich meine ersten Mitteilungen schrieb, nicht bekannt. Zwar hatte ich, wie ich nun nachträglich finde, zwei Fälle dieser Art gesehen, aber damals wegen der ungünstigen Orientierung der Objekte nicht richtig gedeutet. In größerer Zahl habe ich den Typus III zuerst unter Eiern gefunden, die vor der Teilung stark zentrifugiert worden waren. Die simultane Vierteilung ergab hier sehr charakteristische Zustände, die sofort den Gedanken an drei Zellen $P_1$ nahe legten: nämlich eine größere Zelle, meist ganz dotterlos, und drei unter sich gleichgroße kleinere, gleichmäßig mit Dotter ausgestattet. Diese letzteren bilden ein gleichseitiges Dreieck, auf dessen Mitte die große helle Blastomere aufruht (Fig. 11, Taf. 13).

Wie erwartet, verhielt sich in allen diesen Fällen die große Zelle als eine Zelle AB, die kleineren als drei Zellen $P_1$. Später habe ich den gleichen Typus auch an nicht zentrifugierten Eiern beobachtet, wo dann jene bezeichnende Verteilung des Dotters, auf die ich im Kapitel V zurückkomme, fehlte.

Ich gebe in Fig. 12—15 einige Beispiele für die weitere Furchung. Die drei kleineren Zellen teilen sich überall so, daß eine der großen Zelle anliegende Zelle EMSt und eine dieser frei aufsitzende Zelle $P_2$ entsteht. Dabei gibt es aber noch zwei Möglichkeiten. Entweder, wie in Fig. 12b, erfolgt die Teilung der drei Zellen in „horizontaler" Richtung; die drei Zellenpaare liegen dann ungefähr in einer Ebene und die herausragenden Zellen $P_2$ legen sich später an die inzwischen entstandenen Zellen A und B an. So entsteht das charakteristische Bild der Fig. 12c, das den gleichen Keim, wie 12b, auf einem etwas späteren Stadium fast von unten zeigt. Von einem Zentrum gehen drei zweizellige Schenkel aus, die später in ebenso gerichtete, sich immer mehr am primären Ektoderm emporkrümmende vierzellige Reihen übergehen [1]).

Der zweite Fall ist der, daß die Teilungsachsen der drei Zellen $P_1$ nur schwach nach unten divergieren. Dann entstehen Bilder, wie in Figg. 13 und 14. Hier wird offenbar die normale Anziehung zwischen der Zelle $P_2$ und dem primären Ektoderm von der gegenseitigen Attraktion der Ventralfamilien überwogen; diese drei Familien schließen sich eng aneinander an, nicht selten so, daß ihre sechs Zellen sich zu einer Ebene anordnen, wie wir dies für die vier Ventralzellen des Typus II ausnahmslos gefunden haben. Nahezu ebene Anordnung der drei Zellenpaare zeigt Fig. 13c; noch genauer in einer Ebene gelegen sind die

1) Es ist nicht einzusehen, warum diese Divergenz der Ventralgruppen nicht auch beim Typus II vorkommen sollte. Mir selbst ist sie dort nie begegnet; dagegen scheint mir Fig. $TTTT_4$, p. 282 bei ZUR STRASSEN (1906) für einen dispermen Keim des Typus II etwas Entsprechendes darzubieten.

Ventralfamilien im Keim der Fig. 15 b, bei dem allerdings bereits die drei Zellen $P_1$ sich in einer Ebene nebeneinander aufgestellt hatten (Fig. 15 a).

Inzwischen hat die große helle Zelle eine Teilung in paratangentialer Richtung erfahren. Wir können ihre Tochterzellen direkt als A und B bezeichnen. Diese teilen sich ungefähr senkrecht zur vorigen Teilung, und so entsteht ein Rhombus (Fig 13 c, d), der sich zu einer **T**-Figur verschieben kann (Fig. 15 c).

In dem Keim der Fig. 14 besteht die offenbar höchst seltene Abnormität, daß die eine der vier simultan entstandenen Blastomeren, und zwar die als AB aufzufassende, kernlos ist. Ich hatte dies zunächst gar nicht bemerkt, da sich die Zelle zur typischen Zeit in typischer Richtung teilte. Auffallend aber war nun, daß die beiden Tochterzellen sich in der Folge nicht so eng aneinander schmiegten, wie es ruhende Ascaris-Blastomeren sonst tun. Auch die nächste Teilung erfolgte zur richtigen Zeit, aber insofern abnorm, als die eine Tochterzelle sehr ungleich große Abkömmlinge lieferte (Fig. 14 c), die nun unverändert als Kugeln nebeneinander liegen blieben und zu der Zeit, wo sich die sechs Ventralzellen auf zwölf vermehrt hatten, kein Zeichen neuer Teilung erkennen ließen. Ich hätte gern das Schicksal dieser so selten zu erlangenden kernlosen Blastomeren weiter verfolgt. Allein der Keim war mir, wovon im Kapitel V die Rede sein wird, wegen seiner zu erwartenden Kernverhältnisse von besonderer Wichtigkeit, und deshalb tötete ich ihn auf dem Stadium der Fig. 14 d ab.

In allen anderen Fällen, wo die Zelle AB einen Kern erhalten hatte, erfolgte bei der Teilung der beiden Zellen A und B die Diminution, wie es in der normalen Entwicklung die Regel ist.

Ebenso typisch verhalten sich weiterhin die drei Ventralfamilien. Besonders klar ist der Fall der Fig. 13. Fig. 13 d bietet den abgetöteten Keim in der gleichen Ansicht dar, wie die vorausgehenden Figuren; auch in e ist er in dieser Stellung gezeichnet; nur ist hier, um die drei Ventralfamilien ganz sichtbar zu machen, die darüberliegende Dorsalfamilie lediglich durch punktierte Umrißlinien angegeben. Die drei Zellen EMSt teilen sich, der Norm entsprechend, in der Längsrichtung ihrer Familien, wobei die Diminution stattfindet. Die drei Zellen $P_2$ teilen sich mit Urchromosomen in annähernd gleicher Richtung, jedoch mit der typischen Krümmung, welche bei den zwei äußeren Familien so erfolgt, daß die Zellen C gegen den Beschauer emporrücken, wogegen die noch nicht abgeschnürte mittlere Zelle C, nach der Stellung der Spindel zu urteilen, nach unten aus der Ebene heraustreten wird.

Nicht ganz so typisch erfolgen die in Rede stehenden Teilungen der Ventralfamilien in den Keimen der Figuren 14 und 15; und so kann es für den Embryo der Fig. 14 e zweifelhaft erscheinen, ob bei der rechten Familie die als $P_3$ und C bezeichneten Zellen ihre Benennung nicht zu vertauschen hätten. Hierüber

könnte eben erst der nächste Teilungsschritt Auskunft geben. Doch ist auch in diesen Keimen, speziell in dem der Fig. 15, eine Tendenz zu einreihiger Anordnung der vier Zellen der Ventralfamilien unverkennbar. Die Abweichungen dürften aus abnormer gegenseitiger Beeinflussung der Zellen zu erklären sein, wofür sich bei der Betrachtung der zentrifugierten Eier noch bestimmtere Anhaltspunkte ergeben werden.

In allen Fällen fand bei der Teilung der drei als EMSt diagnostizierten Zellen die Diminution statt; bei der Teilung der drei Zellen $P_3$ erschienen Urchromosomen.

Während alle bisher betrachteten Keime des Typus III, auch der in Fig. 15 abgebildete, als tetraëdrische Vierzellenstadien gefunden worden sind und, nach dem Merkmal der Dotterverteilung an den zentrifugierten, die vier Zellen sich auch in dieser Anordnung voneinander abgeschnürt haben müssen, ist auf den Tafeln 14 und 15 die Entwicklung eines Keimes dieses Typus abgebildet, den ich schon als in Teilung begriffenes Ei aufgefunden hatte, wo die Mittelpunkte der vier Zellen zuerst in einer Ebene lagen (Fig. 16, Taf. 14). Da ich diesen Embryo bis zum Ende seiner Entwicklung verfolgt habe, erwähne ich ihn hier nur des Faktums wegen, daß der Furchungstypus III auch aus anderer als tetraëdrischer Vierteilung des Eies entstehen kann. Die Beschreibung der Entwicklung folgt im nächsten Abschnitt.

## B. Die weitere Entwicklung.

In allen betrachteten Fällen ist den Zellen, die aus einem dispermen Ei durch simultane Vierteilung hervorgehen, eine bestimmte Qualität zugeschrieben worden, nämlich entweder die einer normalen Zelle AB oder die einer normalen Zelle $P_1$. Wir haben entweder drei Zellen AB und eine Zelle $P_1$, oder zwei AB und zwei $P_1$, oder endlich eine AB und drei $P_1$ unterschieden. Es fragt sich, ob diese Bewertung, die nur aus den ersten Teilungsschritten abgeleitet war, sich auch durch die spätere Entwicklung rechtfertigt. Soweit meine Erfahrungen reichen, ist dies der Fall. Die Zellen, die sich durch den zweiten Teilungsschritt als A und B zu erkennen gaben, lieferten, wo ich sie weiter verfolgt habe, stets eine gleichartige Epithelfläche, wie in der normalen Entwicklung. Wurde ein solcher Keim vom achtzelligen Stadium an zu irgendeiner Zeit abgetötet, so waren die Kerne dieser Zellen sämtlich diminuiert. Mehr läßt sich bei dem überhaupt wesentlich negativen Charakter des primären Ektoderms nicht aussagen.

Viel wichtiger ist es daher, ob auch in den Abkömmlingen derjenigen Zellen, die sich nach ihren zunächst folgenden Schicksalen als $P_1$ darstellen, auch weiterhin

die so äußerst bezeichnende Klüftungsart der normalen Ventralfamilie nachweisen läßt. Dies festzustellen ist nicht ganz leicht. Schon am normalen Keim läßt sich die Zellengenealogie nur schwer verfolgen, wie am deutlichsten daraus hervorgeht, daß alle Forscher, die sich früher daran versucht haben, die Nematoden-Ontogenese durch das Studium lebender Keime aufzuklären, schon auf frühen Stadien in erhebliche Irrtümer verfallen sind. Es rührt dies vor allem daher, daß die zum großen Teil mit Dotterkörnern angefüllten Blastomeren sich im Ruhezustand zwischen zwei Teilungen oft kaum mehr voneinander abgrenzen lassen, und daß die unregelmäßige Form des Keimes eine Orientierung in hohem Grade erschwert. Wenn nun während einer solchen Periode der Keim sich in der Schale dreht, ist es unter Umständen fast unmöglich, die Orientierung wiederzugewinnen. So bin ich bei dispermen Ascaris-Keimen über das Stadium von 32 Zellen niemals hinausgelangt und habe auch bis hierher nur ein einziges Mal die Genealogie für alle Zellen sicher feststellen können.

Dieser Keim ist auf den Taf. 14 und 15 abgebildet; es ist der oben erwähnte des Typus III, den ich schon vom Stadium der Durchschnürung des Eies an beobachtet hatte. Das Objekt war glücklicherweise eines von denen, die zwischen zwei Deckgläsern montiert waren und also von zwei Seiten betrachtet werden konnten. Dies ist, falls man das immerhin gefährliche öftere Rollen des Eies vermeiden will, für eine Verfolgung der Zellengenealogie über die ersten Stadien hinaus unerläßlich.

Fig. 16 (Taf. 14) zeigt das Ei im Zustand der simultanen Vierteilung. Sowohl durch die Gestalt, wie durch die Verteilung des Dotters wird eine ausgezeichnete Linie markiert, die, nach dem weiteren Verlauf zu urteilen, in der Tat der normalen Eiachse entspricht. Ich will die vier entstehenden Zellen als eine obere, eine untere und zwei seitliche unterscheiden. Die obere ist deutlich größer als die drei anderen und enthält erheblich weniger Dotter; durch beide Eigenschaften entspricht sie der normalen Zelle AB (vergl. Textfig. A, p. 137). Die drei anderen sind unter sich ungefähr gleich groß und enthalten auch annähernd gleiche Dottermengen.

Auch nach der vollen Durchschnürung bestand die rhombische Anordnung noch fort; die beiden Zellen der kurzen Diagonale standen in einem breiten Kontakt, der die obere und untere voneinander trennte. Allmählich aber traten sich auch diese beiden Zellen näher, bis sie sich schließlich ebenfalls breit berührten; die rhombische Anordnung war in eine tetraëdrische übergegangen (Fig. 17). Die drei kleineren Zellen bilden nun ein Dreieck, auf dem die größere aufruht. Schon in dieser Figur läßt sich nach der Stellung der Spindelpole erkennen, daß die obere Zelle sich als AB verhält, jede der drei unteren als $P_1$. Sie seien als $P_1$ I, $P_1$ II und $P_1$ III unterschieden und die von ihnen abstammenden

Zellgruppen allgemein als Ventralfamilie I, II und III[1]). Um in den Figuren späterer Stadien die Uebersicht zu erleichtern, sind alle Zellen der Familie I durch kleine Ringe als solche kenntlich gemacht; diejenigen der Familie III sind punktiert, diejenigen der Familie II leer gelassen.

Fig. 18 und 19 (letztere etwas später) zeigen den Keim nach fast erreichtem Achtzellen-Stadium, und zwar von entgegengesetzten Seiten. Die Ansicht der Fig. 19 entspricht ungefähr derjenigen von Fig. 17. Jede der drei kleineren Zellen teilt sich in eine proximale Tochterzelle, die der AB-Familie anliegt und die Wertigkeit EMSt besitzt, und in eine distale von der Wertigkeit $P_2$.

In allen folgenden Stadien ist der Keim in beiden Ansichten gezeichnet, die immer als a und b unterschieden werden. Die Ansicht a entspricht derjenigen der Fig. 18, die Ansicht b derjenigen der Fig. 19.

Der Keim ist in der folgenden Periode dadurch bemerkenswert, daß zwei von den Zellen $P_2$ durch eine Verschiebung, welche dem normalen Umklappen des senkrechten T-Balkens entspricht, Anschluß an die Dorsalfamilie gewinnen. In Fig. 20 treffen wir die Zellen $P_2$ II und $P_2$ III auf diesem Weg; in Fig. 21 haben sie den Kontakt erreicht. Die Zellen A und B — ihre Benennung ist ihnen eben auf Grund der Lagebeziehungen zu den Ventralfamilien gegeben — haben sich in a und $\alpha$, b und $\beta$ geteilt. Mit b ist $P_2$ II in Berührung getreten, während sich $P_2$ III zwischen b und $\beta$ einzuschieben beginnt. Die Ventralfamilie I hat diese an normale Verhältnisse anknüpfenden Umlagerungen nicht mitgemacht. Nimmt man an, daß ihr eine Umklappungstendenz in gleicher Richtung innewohnte, wie den zwei anderen Familien, so ist es klar, daß die Gruppe I gerade durch die Gruppen II und III daran verhindert werden mußte, ihr zu folgen.

Ein anderer Gesichtspunkt, von dem aus dieser Unterschied zwischen den Ventralfamilien II und III und der Familie I eine Betrachtung verdient, ist durch die Frage gegeben, aus welcher der drei kleineren Zellen der Fig. 16 die Familie I sich ableitet, ob aus der unteren oder einer der beiden seitlichen. Der Gedanke liegt nahe, daß die sich ähnlich verhaltenden Familien II und III den beiden symmetrischen seitlichen Zellen der Fig. 16 entstammen. Dies ist jedoch, wie die Vergleichung der Figuren ergibt, nicht der Fall; Familie II stammt aus einer seitlichen, Familie III aus der unteren Zelle des aus dem Ei entstandenen Rhombus.

Fig. 22 zeigt den Keim gegenüber Fig. 21 etwas gedreht; er präsentiert sich in a nahezu von vorn, in b von hinten. Man sieht nun, wie die Zelle $P_2$ III

1) Diese Benennungsweise führt zu einer gewissen Kollision, indem E I bei unserem Embryo die Urentodermzelle der Familie I bedeutet, wogegen in der normalen Ontogenese deren vordere Tochterzelle als E I bezeichnet wird. Da wir den dispermen Embryo nicht weiter als bis zur Teilung der Zellen E verfolgen, wird daraus keine Verwirrung entstehen können.

die möglichst normale Stellung eingenommen hat; sie fügt sich von hinten zwischen die Zellen b und $\beta$ ein, wobei sie die Zelle $P_2$ II aus ihrer zuerst fast ebenso günstigen Stellung nach rechts verdrängt hat. Diese Zelle ist in Fig. 22 bereits geteilt in die beiden Zellen C II und $P_3$ II. Die Teilung ist, in Rücksicht auf die ganze Familie II betrachtet, eine Längsteilung, also wie in der normalen Ontogenese. C II ist zwischen $P_2$ III und EMSt III eingekeilt und nur auf der einen Seite mit der Dorsalzelle b in Berührung.

In Fig. 23 finden wir einige weitere Klüftungen vollzogen. Die beiden Zellen der Familie III haben sich geteilt und bilden die vollkommen der Norm entsprechende Zellenreihe MSt, E, $P_3$ und C; die Zelle C ragt in typischer Weise hinten zwischen b und $\beta$ empor. EMSt I hat sich in gleichfalls korrekter Weise in MSt I und E I geteilt. Endlich hat sich auch die Teilung von EMSt II vollzogen; und dies ist, soweit ich den Keim verfolgt habe, die einzige Teilung in dieser Ontogenese, die nicht so verlief, wie man erwarten möchte. Anstatt daß die beiden entstehenden Zellen mit den schon gebildeten Zellen $P_3$ II und C II eine einfache Reihe bilden, stehen sie vom Anfang an beide mit $P_3$ II in Kontakt, die eine sogar mit C II.

Nachdem bei den **T**-Riesen ZUR STRASSENs (1906), bei denen über die Qualität des Längsbalkens als einer typischen Ventralfamilie kein Zweifel bestehen kann, ähnliche Abweichungen, wenn auch nicht so weitgehend, vorliegen, wird man auch in unserem Fall diese anscheinend anormale Teilungsrichtung auf unkontrollierbare Zellverschiebungen oder das Unterbleiben solcher Verschiebungen zurückführen dürfen, um so mehr, als die weiteren Schicksale der Familie II, soweit es nach der nunmehr bestehenden Gruppierung noch erwartet werden konnte, sich typisch gestalteten. Es ist erwähnenswert, daß die fragliche Teilung, wenn auch zur Schwestergruppe $P_3$—C, doch im Verhältnis zur AB-Gruppe korrekt verläuft. Jedenfalls halte ich es für richtig, die mit der Dorsalfamilie in Berührung stehende Zelle als MSt II, die andere als E II aufzufassen.

Fig. 24 (Taf. 15) gibt das vollendete Sechzehnzellenstadium wieder. Jede Familie besteht nun aus vier Zellen, nachdem auch $P_2$ I sich in typischer Weise in der Längsrichtung ihrer Familie geteilt hat. Noch besser läßt sich aus Fig. 25 erkennen, wie die vier Zellen der Familie I in einfacher Reihe aufeinander folgen. Die Familien II und III weisen in Fig. 24 keine wesentliche Veränderung auf, außer daß die Zellenreihe III eine starke Knickung erfahren hat.

In Fig. 25 hat sich der Keim um seine dorsiventrale Achse ein wenig gedreht, so daß er sich nun in mehr seitlicher Ansicht darstellt, in a von rechts, in b von links, wie dies besonders aus der Orientierung der Zellen a, $\alpha$, b und $\beta$ ersichtlich ist. Wie im normalen Keim, ist auch hier die linke Gruppe $\alpha$—$\beta$ weiter nach vorn gerückt als die rechte a—b; auch läßt die Zelle a etwas von der

normalen Neigung erkennen, mit der Zelle C, hier C III, in Kontakt zu treten; doch kommt der Anschluß nicht zustande.

Fig. 26 zeigt die gelben Zellen von vier auf acht vermehrt. Ich habe diese Teilungen, die gleichzeitig abliefen, nicht beobachtet. Doch können, nach der ganzen Konfiguration, die acht Zellen nicht anders zusammengehören, als es durch die Verbindungsstriche angegeben ist. Vergleicht man die Anordnung der vier dorsalen Zellen der Fig. 25 mit der Stellung dieser Zellen in einem normalen Keim, z. B. in meiner Fig. 12 (1899), so wird man zu dem Schluß gelangen, daß, unter Berücksichtigung der verschiedenen Gruppierung hier und dort, die Teilungsrichtungen unserer vier Zellen mit denen in einem normalen Keim sehr gut übereinstimmen.

Weiterhin sind in Fig. 26 zwei Teilungen in der Familie II zu verzeichnen: C II hat sich in c II und γ II geteilt, $P_3$ II in $P_4$ II und D II. Beide Teilungen, die erstere — in bezug auf die Familie II — eine quere, die letztere eine Längsteilung, sind vollkommen typisch.

Endlich ist für die Familie III die Teilung von MSt in mst und μστ zu erwähnen, in der zu postulierenden Weise quer zur Richtung der Gesamtfamilie.

Fig. 27 bietet eine neue Teilung, nämlich die von C I in c I und γ I, in typischer Weise quer zur Richtung der ganzen Familie. Im übrigen ist zwischen Figg. 26 und 27 eine Dislokation in der Familie II eingetreten, die in Fig. 28 noch weiter fortgeschritten ist. Die Zelle D II gibt nämlich ihren Zusammenhang mit c II und γ II, wie er in Fig. 26 noch besteht, auf, um sich an C III, später deren Abkömmlinge c III und γ III anzuschließen. Durch diese Verschiebung wird die ursprünglich in der Ansicht von links verdeckte Zelle $P_4$ II jetzt auch von hier teilweise sichtbar. Es ist eine interessante Frage, ob bei dieser Dislokation nur mechanische Verhältnisse, wie Druck und Zug durch andere Zellenverschiebungen, eine Rolle spielen, oder ob jede Zelle mit den ihr typischer Weise benachbarten in einem bestimmten Anziehungsverhältnis steht, das, wenn eine Zellenart, wie hier C, mehrfach vertreten ist, zu einer Ablenkung einer Zelle aus ihrer normalen Verbindung führen kann. Verschiedene Umstände scheinen mir für diese letztere Annahme zu sprechen.

Fig. 28 zeigt den Embryo im nahezu erreichten Zweiunddreißigzellen-Stadium. Jede der vier Familien besteht aus acht Zellen, nur in Familie I ist die Zelle MSt erst in Vorbereitung zur Teilung.

Beginnen wir mit Familie III, so sehen wir, in typischer Orientierung zu mst III und μστ III die Teilung von E III sich vollziehen. Ebenso in der Längsrichtung der ganzen Familie ist die Teilung von $P_3$ III in $P_4$ III und D III erfolgt, wie in der normalen Ontogenese. Und endlich, abermals typisch, quer zu D III hat sich C III in c III und γ III gespalten.

In der Familie II haben sich MStII und EII geteilt. Wie schon die Teilungsrichtung von EMStII problematisch war, so läßt sich auch diejenige ihrer beiden Tochterzellen nicht mit Sicherheit auf die Norm beziehen, um so weniger, als ja inzwischen auch in der kaudalen Hälfte dieser Familie sekundäre Verlagerungen eingetreten sind. Denkt man sich durch die Zellen cII, γII, DII und $P_4$II die Längsrichtung dieser Familie bestimmt, welche also bei der Stellung unserer Fig. 28 horizontal verlaufen würde, so ist es bemerkenswert, daß sich MStII quer zu dieser Längsrichtung teilt, also typisch, während die Teilung von EII so erfolgt, daß ihre Tochterzellen mit $P_4$II und DII eine einfache gekrümmte Reihe darstellen werden, was gleichfalls den Verhältnissen des normalen Keimes (vgl. z. B. meine Fig. 20 in der Festschrift für KUPFFER) entspricht.

Vollkommen in der zu erwartenden Weise sind endlich die Teilungen in der Familie I erfolgt. Nachdem schon in Fig. 27 die Zelle CI in querer Richtung in cI und γI geteilt war, hat sich nun $P_3$I in der Längsrichtnng der Familie in $P_4$I und DI geteilt, und gleichfalls in der Längsrichtung teilt sich gerade EI. Die Zelle MStI ist noch in der Teilung zurück; ein wenig später (Fig. 29) finden wir sie, wiederum typisch, geteilt, quer zur Längsrichtung der Familie. Dabei ergibt sich aber etwas Eigentümliches. Vergleicht man in der Familie III die Position von mst—μστ mit der von c—γ, so sieht man, daß zwar beide Paare quer zur Längsrichtung der ganzen Familie III orientiert sind, aber nicht in der gleichen Ebene, sondern senkrecht zueinander. Das Gleiche zeigt sich zwischen den Tochterzellen von MSt und C in der Familie I. Man möchte darin zunächst eine Abweichung vom Typischen erblicken. Allein, wie unten besprochen werden wird: wenn man bei einem normalen zweizelligen Keim die Zelle AB durch ultraviolettes Licht tötet, so daß die Zelle $P_1$ sich allein entwickelt, tritt der gleiche Gegensatz in der Orientierung zwischen dem Paar c—γ und dem Paar mst—μστ auf. Es scheint sich also hier unter den abnormen Bedingungen eine Eigenschaft zu enthüllen, die unter normalen Verhältnissen verborgen bleibt.

Weiter als bis zu dem erreichten Stadium vermochte ich die Zellengenealogie unseres Embryo nicht zu verfolgen. Nur so viel ließ sich feststellen, daß (Fig. 30) aus der Dorsalfamilie ein kleingefurchter, seine Form mehrfach verändernder Zapfen hervorging, dem ein unregelmäßiger Haufen größerer und kleinerer rundlicher Zellen angefügt war; zwischen diesen ragten noch an zwei Stellen kleingefurchte Ballen hervor, die in ihrer Situation den Stellen entsprachen, an denen früher die Zellen CI und, einander benachbart, CII und CIII gelegen waren. Da sich in der normalen Ontogenese aus Abkömmlingen von C ein Teil des Ektoderms ableitet, ist es kaum zu bezweifeln, daß in den genannten beiden

Zellballen unseres dispermen Embryo das von den Zellen C stammende sekundäre Ektoderm vorliegt. Nachdem der Keim sich in diesem Zustande längere Zeit unverändert erhalten hatte, begann der Zerfall.

---

Aehnlich, wie in diesem Fall, war das Schicksal fast aller von mir beobachteten dispermen Keime, die ihrer Entwicklung bis zum Ende überlassen worden waren. Es entstanden sehr verschieden gestaltete Klumpen, in mannigfacher Weise aus Gruppen größerer und kleinerer Zellen zusammengesetzt. Ein Gebilde, das nur einigermaßen an einen normalen Embryo erinnerte, habe ich aus dispermen Eiern der Typen II und III nie hervorgehen sehen. Doch muß ich hierzu bemerken, daß meine Erfahrungen in dieser Hinsicht nicht sehr groß sind.

Weit bessere Produkte liefert der Typus I, also mit nur einer Ventralfamilie. Dies läßt sich leicht verstehen. Ein Embryo dieses Typus leidet, von den Kernverhältnissen abgesehen, lediglich an einem abnormen, allerdings sehr beträchtlichen Ueberschuß an primärem Ektoderm. Anstatt dem normalen Mengenverhältnis von etwa 1 : 1 zwischen Dorsal- und Ventralfamilie, besteht hier das Verhältnis von fast 3 : 1. Dieses Mißverhältnis ist wohl der Grund, weshalb auch diese Keime, soweit meine Erfahrungen reichen, niemals normale Embryonen ergeben. Wie nahe sie aber dem Normalen kommen können, lehrt der Fall der Fig. 4 (Taf. 12).

In Fig. 4 a–d sind einige Furchungsstadien wiedergegeben. Der Keim war im tetraëdrischen Vierzellen-Stadium gefunden worden, alle vier Zellen ziemlich gleich groß, diejenige, die sich später als $P_1$ zu erkennen gab, etwas größer. In Fig. 4a hat sich diese Zelle als erste geteilt; die Wertigkeit der Tochterzellen als EMSt und $P_2$ unterliegt keinem Zweifel. Die drei anderen Zellen teilen sich nun paratangential (Fig. 4b und c) und sind schon kurz nach der Teilung so orientiert, daß vier davon in die Ebene von EMSt und $P_2$ fallen, die zwei anderen rechts und links hervorstehen. So zeigt in Fig. 4d der nunmehr von links gesehene Embryo eine sehr regelmäßige Zellenkonfiguration. Die vier in der Medianebene gelegenen dorsalen Zellen bilden mit der Ventralfamilie einen Ring, dessen kleine Oeffnungen (die Furchungshöhle) rechts und links durch die fünfte und sechste Dorsalzelle verschlossen werden. Die linke dieser beiden Zellen liegt etwas mehr cranialwärts, was mit der Asymmetrie des primären Ektoderms im normalen Embryo gut übereinstimmt.

Die nächstfolgenden Stadien dieses Keims habe ich leider zu beobachten versäumt; ich halte es für zweifellos, daß die nächste Teilung der Ventralfamilie zu einer einfachen Zellenreihe geführt hat, wie in dem sehr ähnlichen Embryo der Fig. 1. Nach einigen Tagen war der Zustand der Fig. 4e erreicht, der nach dem Vorausgehenden leicht zu beurteilen ist. Der Embryo sieht in seinem

hinteren — nach rechts gekehrten — Bereich wie ein normaler Embryo von etwa halber Größe aus. Man betrachte zum Vergleich meine Fig. 23 b in der Festschrift für KUPFFER. Aber anstatt daß nun das Ektoderm in gleichem Abstand von den Urdarmzellen sich vorn herumzöge, weitet es sich hier zu einer großen Blase aus. Man braucht nur das doppelt-vierzellige Stadium der Fig. 4 d mit dem normalen rhombischen Vierzellen-Stadium (Textfig. C, p. 137) zu vergleichen, um diese Blase als notwendige Folge des gewaltigen Ektoderm-Ueberschusses zu verstehen.

Sehr merkwürdig ist es nun, daß die abnorm große Furchungshöhle unseres Embryo sich später auf den normalen spaltförmigen Hohlraum verkleinert, was in Fig. 4 f teilweise, in g und h, welche in verschiedener Ansicht das gleiche Stadium darbieten, vollständig erreicht ist. Diese Regulation wird in der Hauptsache jedenfalls dadurch bewerkstelligt, daß sich das Ektoderm sehr stark verdickt[1]). Kurz darauf habe ich den Embryo konserviert. Einige an dem Präparat sichtbare Mitosen deuteten darauf hin, daß die Entwicklung noch nicht zum Stillstand gekommen war. Wie zu erwarten, fanden sich zwei Urgeschlechtszellen, schon tief ins Innere eingesenkt, mit abnorm kleinen Kernen.

---

Das Hauptergebnis dieses Kapitels glaube ich folgendermaßen zusammenfassen zu dürfen: Durch die simultane Vierteilung eines dispermen Ascaris-Eies entstehen (vielleicht mit ganz seltenen Ausnahmen) Zellen, welche die gleiche Wertigkeit besitzen, wie diejenigen, die durch Zweiteilung eines normal-befruchteten Eies gebildet werden, nämlich die Wertigkeit AB oder $P_1$. Es können drei Zellen die Qualität AB besitzen oder zwei oder eine; dem jeweiligen Rest kommt die Qualität $P_1$ zu. Schon beim Uebergang vom vierzelligen zum achtzelligen Stadium läßt sich aus der Teilungsrichtung mit Sicherheit diagnostizieren, welche der vier primären Blastomeren als AB, welche als $P_1$ aufzufassen sind; und diese Wertbestimmung wird durch die weiteren Schicksale der vier Zellfamilien in jeder Hinsicht bestätigt.

Ich habe schon früher (TH. BOVERI und N. M. STEVENS, 1904) die Meinung vertreten, daß die schädlichen Folgen der Dispermie bei Ascaris nicht, wie bei Echiniden, dadurch bewirkt werden, daß der Chromatinbestand, der den Blastomeren durch die mehrpolige Mitose des Eies zugeteilt wird, in der Regel unrichtig kombiniert ist; sondern daß es die unrichtigen plasmatischen Qualitäten des sich entwickelnden Zellenkomplexes sind, welche verderblich wirken.

Diese Anschauung hat inzwischen noch erheblich festere und bestimmtere Gestalt gewonnen, wovon unten eingehender die Rede sein soll. Ich bin

1) Dieser Verlauf scheint mir einigen von ZUR STRASSEN (1906) geäußerten Vorstellungen, sowohl über den Mechanismus der Epithelbildung, wie über Regulationen bei Ascaris, zu widersprechen.

überzeugt, daß jede Blastomere eines dispermen Ascaris-Keimes, sofern sie nur wenigstens ein Chromosoma erhalten hat, einen bestimmten Teil eines normalen Embryo liefern würde, falls sie sich in der richtigen Umgebung befände; oder konkreter ausgedrückt: ich zweifle nicht daran, daß, wenn es gelingen könnte, einen dispermen Keim des Typus II auf dem Vierzellen-Stadium in die beiden Gruppen AB—$P_1$ zu trennen, oder wenn man beim Typus I die Zelle $P_1$ mit einer der drei Zellen AB, oder beim Typus III die Zelle AB mit einer der drei Zellen $P_1$ isolieren könnte, aus jeder solchen zweizelligen Gruppe ein normaler Zwergembryo hervorgehen würde.

## IV. Die Entwicklung zentrifugierter Eier.

Das Zentrifugieren der Ascaris-Eier habe ich in Angriff genommen in der Erwartung, daß es möglich sein werde, die Eier zur Teilung in abnormer Richtung und sonach, bei einer bestimmten Orientierung, zur Teilung in zwei gleichwertige Blastomeren zu zwingen, womit sich ein neues Kriterium für die Frage ergeben mußte, ob die in der Furchung sich abspielende Scheidung der Chromosomen in Urchromosomen und somatische Chromosomen auf differentieller Chromosomenteilung beruht oder durch plasmatische Differenzen ausgelöst wird. Diese Hoffnung hat sich durch die Experimente erfüllt. Aber zugleich ergab sich dabei etwas völlig Unvorhergesehenes hinsichtlich der absoluten Wertigkeit der durch das Zentrifugieren erzielten äquivalenten $^1/_2$-Blastomeren; und dieses Ergebnis bildet nun zu den Resultaten über die Wertigkeit der Blastomeren dispermer Eier die willkommenste Ergänzung.

Ueber die Wirkungen, welche sich durch die Zentrifugalkraft in den Ascaris-Eiern hervorbringen lassen, habe ich bereits in einer kurzen, in Gemeinschaft mit M. J. Hogue veröffentlichten Mitteilung (1909) berichtet. Ausführlichere Darstellungen nach verschiedener Richtung finden sich in der seither erschienenen Arbeit von Miss Hogue (1910) und in meinem Beitrag zu der Festschrift für W. Roux (1910).

Ich verweise auf diese Veröffentlichungen und hebe bezüglich der allgemeinen Wirkung des Zentrifugierens hier nur hervor, daß weder die bei der Teilung der zentrifugierten Eier meist stattfindende abnorme Verteilung der ins Protoplasma eingelagerten Granula und Dotterkörner, noch die bei Teilung unter starker Zentrifugalkraft eintretende abnorme Richtung der ersten Furche die Entwicklung im geringsten beeinträchtigt. Nur in einem einzigen Fall wird die Entwicklung abnorm, und diesen Fall erhält man in sehr verschiedenem Prozentsatz dann, wenn man die Eier, nachdem sie schon vor der Teilung längere Zeit stark zentrifugiert worden waren, unter starker Zentrifugalwirkung (wir arbeiteten mit

3800 Umdrehungen in der Minute, bei 9 cm Abstand der Eier von der Rotationsachse) sich teilen läßt.

Unter den so behandelten Eiern findet man eine geringere oder größere Zahl (bis 36 Proz.) von solchen, die durch einen kleinen Plasmaball ausgezeichnet sind, der in der ersten Furche liegt und stets an derjenigen Seite des Eies sich abgeschnürt hat, die von der rotierenden Achse weggewendet war. Da an dieser Seite des Eies sich die zahlreichen kleinen Granula angehäuft haben, die schwerer als das Plasma sind, ist der abgeschnürte Ball stets dicht mit diesen Körnchen vollgepfropft.

Diese „Ball-Eier", wie sie kurz genannt sein mögen, sind weiterhin dadurch charakterisiert, daß die beiden Blastomeren immer genau gleich groß sind und daß die Furchungsebene auf der durch das Zentrifugieren hervorgebrachten Schichtung der Eibestandteile genau senkrecht steht. Der prinzipielle Unterschied gegenüber den normalen Keimen gibt sich aber erst später zu erkennen, nämlich darin, daß sich die beiden Blastomeren bei der weiteren Furchung vollkommen gleich verhalten, wovon man sich durch einen Blick auf Fig. 31 (Taf. 16) vorläufig überzeugen kann.

Die Ursachen für das Auftreten dieser Ballkeime habe ich kürzlich (1910) einer eingehenden Untersuchung unterzogen, von der ich hier nur das für das Folgende wichtige Hauptresultat hervorhebe. Es läßt sich beweisen, daß die eigentümliche Abnormität dann entsteht, wenn bei einem unter starker Zentrifugalwirkung sich teilenden Ei die Kraft exakt in der Richtung der Eiachse wirkt. Unter diesen Umständen wird die Spindel, höchst wahrscheinlich infolge der in der Achsenrichtung stattfindenden Abplattung des Eies, gezwungen, sich zur Eiachse senkrecht zu stellen; oder richtiger gesagt: die Spindel, die sich nach meinen jüngsten Ermittelungen (l. c.) in jedem Ei senkrecht zur Achse anlegt, wird durch das Zentrifugieren gezwungen, diese Stellung beizubehalten. Denkt man sich die Struktur, auf der die Polarität des Eies und also die Existenz einer Eiachse beruht, als eine parallele Schichtung, so muß die genannte Spindelstellung dazu führen, daß jede Blastomere von allen Eizonen die Hälfte erhält. Daraus erklärt sich die vollkommene Aequivalenz der beiden Zellen.

Wie ich zeigen konnte (l. c.), entstehen die Ballkeime sowohl dann, wenn der vegetative Pol der Rotationsachse zugekehrt ist als auch bei der umgekehrten Orientierung. Doch sind die am animalen Pol gebildeten Bälle deshalb weit häufiger, weil sehr viele Eier, infolge der Anhäufung des leichteren Dotters in der vegetativen Eihälfte, sich beim Beginn des Zentrifugierens so drehen, daß der vegetative Pol gegen die Rotationsachse sieht. Aus dieser Tatsache erklärt es sich auch, daß in manchem Eimaterial bis zu 36 Proz. Balleier gefunden werden,

was undenkbar wäre, wenn sich die Eier ganz beliebig zur Richtung der Zentrifugalkraft einstellen würden.

Wenn nun auch der mit den schweren Körnchen gefüllte Ball ein fast untrügliches Kennzeichen dafür ist, daß ein zur Beobachtung kommendes Zweizellen-Stadium aus einem Ei entstanden ist, das sich in einer zu seiner Achse senkrechten Richtung geteilt hat, so kommen doch auch Fälle mit dem Ball vor, die sich völlig normal entwickeln, wofür ich in der erwähnten Arbeit die Ursachen erörtert habe. Und andererseits kann auch die so ungemein charakteristische „Ballentwicklung" an Eiern eintreten, die sich unter starker Zentrifugalwirkung geteilt haben, ohne daß sich dabei ein Ball abgeschnürt hätte. Aus beiden Tatsachen geht hervor, daß nicht etwa die Bildung des Balles für die abnorme Entwicklung verantwortlich zu machen ist; vielmehr kann diese ihren Grund nur haben in der abnormen Teilungsrichtung senkrecht zur Eiachse.

Im Folgenden soll lediglich die weitere Entwicklung der Ballkeime betrachtet werden, deren nächste Stadien bereits in der vorläufigen Mitteilung (Boveri und Hogue, 1909) und etwas ausführlicher in der Arbeit von Miss Hogue (1910) beschrieben worden sind. Was an dieser Entwicklung vor allem als vollkommen konstant auffällt, das sind die Verhältnisse der Chromatin-Diminution. Der ursprüngliche Kernzustand erhält sich, wie ja auch bei den meisten normalen Keimen, bis zum Stadium von vier Zellen. Während aber nun im normalen Keim beim nächsten Teilungsschritt in drei Zellen, nämlich in A, B und EMSt die Diminution stattfindet, geschieht sie in den Ballkeimen nur in zweien, und zwar wird in jedem Zellenpaar die obere Zelle, die gewöhnlich mit dem Ball in Kontakt steht, diminuiert, wogegen die untere die Urchromosomen bewahrt (Fig. 34, Taf. 16). Und nun verhalten sich die beiden Keimhälften auch weiterhin symmetrisch; jede der beiden Stammzellen liefert stets wieder eine Stammzelle und eine Ursomazelle, so daß also zwei Keimbahnen nebeneinander hergehen und schließlich anstatt der normalen zwei Urgeschlechtszellen deren vier vorhanden sind.

Diese Tatsache, sowie das oben besprochene Ergebnis, daß jede $^1/_2$-Blastomere eines Balleies alle zwischen dem animalen und vegetativen Pol gelegenen Eizonen enthält, legten den Gedanken nahe, daß diese beiden Blastomeren die Wertigkeit von ganzen Eiern besitzen dürften. Zwar furchen sie sich niemals so, wie ein ganzes Ei. Allein wer könnte voraussagen, wie zwei ganze Eier, in solcher Weise aneinandergefügt, sich verhalten würden? Zeigen doch auch z. B. die zwei Ventralfamilien eines dispermen Keimes Attraktionen füreinander, die sich aus der normalen Entwicklung durchaus nicht würden entnehmen lassen. So hielt ich es für möglich, daß, wenn es gelänge, die eine Blasto-

mere eines Ballkeimes von der anderen zu trennen, aus jeder ein normaler Zwergembryo hervorgehen würde, wie aus der normalen $^1/_2$-Blastomere eines Seeigel-Eies.

Ich suchte deshalb nach einem Mittel, die eine Blastomere ohne Schädigung der anderen zu vernichten. Dies ist mir bis jetzt nicht in idealer Weise gelungen, aber doch so, daß mir das Verfahren für die weitere Analyse von großem Nutzen war. Es ist die Methode des Abtötens einzelner Blastomeren vermittelst Uviollichtes. Fußend auf den Erfahrungen HERTELS (1905) über die Wirkungen ultravioletten Lichtes auf Seeigel-Eier, fand ich, daß es sehr leicht gelingt, von Eiern, die den Strahlen einer Uviollampe ausgesetzt sind, die eine Blastomere ohne Schädigung der anderen zu töten, indem man diese durch einen dicht aufliegenden Stanniolstreifen vor der Einwirkung der Strahlen schützt. Miss STEVENS hat auf meine Veranlassung normale Ascaris-Keime vermittelst dieses Verfahrens partiell abgetötet und die Entwicklung des lebenden Restes verfolgt. In ihrer Arbeit (1909) ist die Methode genauer beschrieben.

Als ich nun auf diese Weise die eine $^1/_2$-Blastomere von Balleiern abtötete, zeigte sich, daß sich die überlebende neben ihrer toten Schwester genau so furchte, wie wenn diese gleichfalls an der Entwicklung teilnahm. Damit war die ursprüngliche Hypothese bereits sehr unwahrscheinlich geworden. Mein nächster Gedanke war nun der, daß in der Ballfurchung überhaupt nichts mit der normalen Entwicklung zu Identifizierendes vorliege. Jede der beiden Blastomeren des Ballkeimes ist ja aller Wahrscheinlichkeit nach zusammengesetzt aus Plasma, das normalerweise auf die Zellen AB und $P_1$ verteilt ist. Aus dieser Mischung könnten neue Eigenschaften entstehen, die der Furchung der Balleier einen besonderen Typus verleihen würden.

Allein auch diese Möglichkeit, die für eine weitere Analyse kaum noch Handhaben geboten hätte, ergab sich erfreulicher Weise als nicht realisiert. Vielmehr kam das ebenso überraschende wie sichere Resultat zu Tage, daß jede $^1/_2$-Blastomere eines Balleies genau die Eigenschaften einer normalen Blastomere $P_1$ besitzt. Die Eigenschaften der normalen Blastomere AB sind vollkommen verschwunden.

Da dieses Ergebnis zuerst an den partiell abgetöteten Keimen gewonnen worden ist, stelle ich deren Beschreibung voraus.

## A. Die Entwicklung der einzelnen $^1/_2$-Blastomeren von Balleiern.

Hinsichtlich der Methode sei erwähnt, daß ich bei den Bestrahlungsversuchen nicht bestimmte Exemplare zweizelliger Balleier partiell mit Stanniol bedeckte, was sehr zeitraubend wäre und doch nicht sicher zum Ziel führen würde;

sondern ich verwendete einen Objektträger, auf dem etwa 30 Proz. Balleier aufgetreten waren und bedeckte die Eier in der Richtung, in welcher der Objektträger zentrifugiert worden war, mit parallelen, etwa $^1/_2$ mm breiten Stanniolstreifen, zwischen denen ungefähr ebenso breite Zwischenräume blieben. Auf diese Weise erhielt ich vierzehn brauchbare Objekte. Daneben fanden sich in größerer Zahl normale Zweizellenstadien, von denen gleichfalls die eine Blastomere abgetötet war. Diese dienten als wertvolle Kontrollen.

Um mit diesen letzteren zu beginnen, so furchten sie sich so, wie ich es bei meinen früheren Vorversuchen schon im Groben gefunden hatte und wie es dann von Miss STEVENS im Detail verfolgt worden ist. Die einen, bei denen die Zelle $P_1$ tot war, ergaben annähernd kugelige, aus gleichartigen Zellen zusammengesetzte Blastulae mit diminuierten Kernen (vgl. STEVENS, Fig. 1). Die anderen, bei denen die Zelle AB durch das Uviollicht getötet war, lieferten jenen charakteristischen, im Schema der Fig. F (p. 137) dargestellten Zellenstreifen, wie er normalerweise aus der Zelle $P_1$ entsteht und von Miss STEVENS in ihren Figuren 8 und 9 abgebildet worden ist.

Im Gegensatz zu diesen zweierlei Typen verhielten sich die vierzehn partiell abgetöteten Ballkeime in ihrer Furchung völlig gleich. Wäre es noch nötig, für die vollkommene Aequivalenz der beiden $^1/_2$-Blastomeren eines Ballkeimes einen Beweis zu liefern, so dürfte er in diesem Befunde erblickt werden. Denn so gut bei den normalen Keimen in ungefähr der Hälfte der Fälle die Zelle AB und in der anderen die Zelle $P_1$ durch das Stanniol geschützt war, so hätten auch unter den partiell bestrahlten Ballkeimen wenigstens einige abweichende auftreten müssen, wenn es überhaupt solche gäbe.

Das zweite, weit wichtigere Resultat aber war dieses, daß sich die vierzehn $^1/_2$-Blastomeren der Ballkeime genau so furchten, wie die allein sich entwickelnde Zelle $P_1$ der normalen Keime. In Fig. 32 (Taf. 16) ist die Entwicklung eines partiell abgetöteten Balleies in den Hauptetappen wiedergegeben. Die überlebende Blastomere teilt sich stets wie eine an AB befestigte Zelle $P_1$, und ihre beiden Tochterzellen führen nun (Fig. 32 a und b) die für die normale Entwicklung so charakteristische Umklappung aus, bis sie beide der toten Schwesterzelle anliegen (Fig. 32 c und d). Verhalten sie sich schon hierin wie die normalen Zellen EMSt und $P_2$, so gilt dies in gleicher Weise für ihre Teilung. Beide teilen sich in der ursprünglichen Längsrichtung und so entsteht die für die normale Ventralfamilie typische Reihe: MSt, E, $P_3$ und C (Fig. 32 e). Wie bei der normalen Entwicklung teilen sich nun die beiden Endzellen MSt und C quer zur ganzen Familie; es entstehen die Zellen mst—$\mu\sigma\tau$ und c—$\gamma$ (Fig. 32 f), die sich sekundär mehr oder weniger stark verschieben können (Fig. 32 g). Die beiden Zellen E und $P_3$ endlich teilen sich

in typischer Weise longitudinal, es entstehen die Zellen E I und E II, $P_1$ und D (Fig. 32 h).

Als die einzige Abweichung dieses Verlaufs vom normalen könnte die Teilungsrichtung der Zelle MSt angesehen werden. Zwar teilt sie sich typisch „quer" zur Längsachse der ganzen Zellenreihe, aber nicht, wie C, in eine rechte und linke Zelle, die beide der abgetöteten Schwesterblastomere aufliegen, sondern in eine aufliegende und eine nach außen gerichtete. Diese Erscheinung zeigte sich jedoch ebenso bei normalen Keimen nach Abtötung der Zellen AB. Und bei dem dispermen Keim des Typus III, dessen Entwicklung auf Taf. 14 und 15 abgebildet ist, ist uns an den Ventralfamilien I und III das Gleiche begegnet, wie in Fig. 28 und 29 zu sehen ist. Also auch hierin liegt nichts Anormales.

Der Verlauf war bei allen vierzehn Objekten so gleichartig, daß nur ein einziger Punkt noch der Erwähnung bedarf. Bei einigen Keimen blieben die vier Zellen MSt, E, $P_3$ und C nicht in einfacher Reihe hintereinander liegen, sondern verschoben sich zu T-förmiger oder rhombischer Anordnung, wodurch sich natürlich das klare Bild der Fig. 32 verwischte. Da jedoch bei der sich allein entwickelnden normalen Zelle $P_1$ ganz das Gleiche vorkommt, bedeutet auch diese Erscheinung keine Abweichung vom Normalen.

Es läßt sich also sagen: jede sich allein entwickelnde $^1/_2$-Blastomere eines Balleies verhält sich in allen Stücken wie eine normale $^1/_2$-Blastomere $P_1$. Und dies gilt, wie die konservierten Objekte lehren, auch für die Kernverhältnisse. Wo im normalen Verlauf eine Diminution eintritt, da auch bei unseren Objekten. Die Anwesenheit des „Balles", der fast immer den Abkömmlingen von MSt anliegt, ist das einzige Kriterium, um feststellen zu können, daß man nicht die Deszendenten der Zelle $P_1$ eines normal geteilten Eies vor sich hat.

In Fig. 38 (Taf. 16) ist eines der vierzehn Objekte im konservierten Zustand wiedergegeben. Der Keim ist so gedreht, daß die aus der überlebenden Blastomere hervorgegangene Gruppe von dreizehn Zellen annähernd in Ventralansicht (nach der für den ganzen normalen Embryo gültigen Terminologie) zu sehen ist. Was in der Zeichnung nach oben sieht, entspricht dem Vorderende des Embryo. Die dem Uviollicht ausgesetzte Blastomere war in diesem Fall nur stark geschädigt und vermochte sich noch einmal zu teilen. Die Verbindungslinie ihrer beiden Tochterzellen ist, wie ich es auch in einem anderen Fall beobachtet habe, merkwürdigerweise nicht längs-, sondern quergestellt. Doch kommt auch die andere Orientierung vor. Der Ball liegt auf der nach unten gekehrten Seite, in typischer Weise mit den Abkömmlingen von MSt in Kontakt. Er ist in der Zeichnung als punktierter Kreis unter den Zellen $P_4$ und E II angegeben.

Vergleicht man die Gruppe von dreizehn Zellen mit der Ventralfamilie eines normalen Embryo, so ist die Uebereinstimmung so vollkommen, als man es bei

der Verzerrung infolge des Fehlens eines entsprechend ausgebildeten primären Ektoderms nur erwarten kann. Von hinten beginnend finden wir in typischer Lagerung die vier Abkömmlinge der Ursomazelle C (cI, cII, $\gamma$I, $\gamma$II). Dann folgt die Ursomazelle D, in normaler transversaler Teilung begriffen, wobei die Diminution stattfindet. An sie schließt sich nach vorn ihre auffallend kleine Schwesterzelle, die Stammzelle $P_4$ an, die in dem von der ganzen Gruppe gebildeten Bogen am höchsten liegt. Nun kommen, unter einer Knickung angefügt, die Entodermzellen, die hintere (EII) bereits in typischer Weise in eII und $\varepsilon$II geteilt, die vordere (EI) gerade in Teilung begriffen. Selbst der Winkel, den die Spindelachsen von EI und EII miteinander bilden, stimmt mit demjenigen des normalen Embryos überein (vergl. meine Fig. 21b in der Festschrift für KUPFFER). Endlich das Vorderende wird von den vier Abkömmlingen der Zelle MSt gebildet (m, $\mu$, st, $\sigma\tau$). Diese weichen in ihrer Lage insofern vom Normalen ab, als, offenbar wegen des Fehlens der primären Ektodermzellen, die Zellen mst und $\mu\sigma\tau$ sich nicht voneinander gelöst hatten. So sind die beiden im normalen Embryo seitlich neben den Entodermzellen gelegenen zwei Gruppen vereinigt.

## B. Die Entwicklung ganzer Ballkeime.

Nach den Erfahrungen an den partiell abgetöteten Ballkeimen bot nun auch die Entwicklung der ganzen keine Schwierigkeiten mehr. War doch schon vom Anfang der Untersuchung an die Art, wie sich die beiden Schenkel des vierzelligen Ballkeims zu einem Ring und dann zum Rhombus zusammenschließen, als ein Vorgang erschienen, der in Verdoppelung das darbietet, was im normalen vierzelligen Keim die Tochterzellen von $P_1$ ausführen.

Es sei nun zunächst auf diese Verhältnisse noch etwas näher eingegangen. Tötet man zweizellige Ballkeime auf dem Stadium ab, wo in jeder Blastomere die Spindel ausgebildet ist, so findet man nicht selten beide Spindeln auf der Berührungsebene der Blastomeren senkrecht stehend; mit anderen Worten: die beiden Spindelachsen fallen in eine gerade Linie. Demgemäß liefert die Teilung eine gerade Reihe von vier Zellen, deren äußerste gewöhnlich etwas kleiner sind als die mittleren (Fig. H). Man kann dies so formulieren: jede Zelle $P_1$ des Ballkeims verhält sich so, als ob ihre Schwesterzelle nicht auch die Qualität $P_1$, sondern AB hätte.

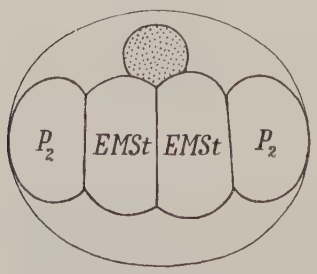


Fig. H.

Die Anordnung der vier Zellen in einer Geraden ist gewöhnlich von sehr kurzer Dauer; häufig tritt schon während der Durchschnürung der Zellen eine

Winkelstellung der beiden Familien ein, oft bilden schon die Spindeln einen Winkel miteinander. Bei diesen Verschiedenheiten ist ohne Zweifel zum Teil die Form der Eischale von Bedeutung. Ist ihre Oblongität gering, so erfolgt die Umbiegung rascher als wenn die vierzellige Reihe genügend Raum hat, sich auszustrecken, wie in Fig. H.

Das weitere Verhalten der beiden Schenkel ist verschieden. Als das typische Geschehen, das in weitaus den meisten Fällen beobachtet wird, ist das in Fig. 31 dargestellte zu bezeichnen[1]), wo sich die beiden Schenkel in der gleichen Ebene gegeneinander bewegen, bis sie schließlich (Fig. 31 c) in engster Berührung in quadratischer Anordnung nebeneinander liegen. Dieser Zusammenschluß erfolgt entweder direkt und dann sehr rasch, oder er vollzieht sich unter Einschaltung eines sehr eigentümlichen Ringstadiums, wie Fig. 31 b es zeigt. Diese Konfiguration kommt dadurch zustande, daß die Zellen zum Zweck des Zusammenschlusses sich nicht drehen, sondern verbiegen. So findet man in Fig. 31 b die stark gestreckten Zellen EMSt geradezu geknickt, während die Zellen $P_2$ schwach gekrümmt sind. Auf solche Weise kommen diese beiden Zellen zuerst mit einem kleinen unteren Bezirk in Berührung. Die Annäherung vollzieht sich ziemlich langsam, und auch nachdem der Kontakt hergestellt ist, wird erst ganz allmählich eine breitere Berührungsfläche geschaffen. Ganz langsam verkleinert sich dann die Oeffnung des Ringes, sie besitzt zuletzt gewöhnlich die Form eines engen Längsspaltes, nach dessen Verdrängung der Zustand der Fig. 31 c erreicht ist. Von nun an sind die beiden Modi nicht mehr zu unterscheiden.

Wir sehen also, daß das, was bei partieller Abtötung die eine Blastomere allein macht (Fig. 32 a, b, c), hier symmetrisch von beiden ausgeführt wird. Und wenn dort kein Zweifel sein konnte, daß der Vorgang dem normalen Umklappen der Ventralfamilie entspricht, so ist es klar, daß die Erscheinungen beim ganzen Keim den gleichen Umklappungsprozeß doppelt repräsentieren.

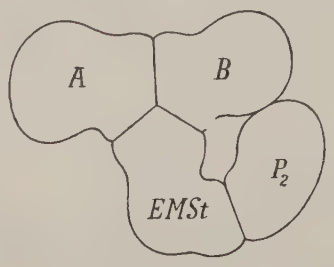


Fig. I.

Dabei ist es von Interesse, daß auch die normale Umklappung der Ventralfamilie in zweierlei Weise geschehen kann, entweder so, daß von der Stelle, wo EMSt der Dorsalfamilie bereits anliegt, der Kontakt kontinuierlich weiter ausgedehnt wird, oder in der Weise, wie es Fig. I darstellt, wo durch Biegung der Zelle $P_2$ und besonders der Zelle EMSt zunächst ein distaler Bezirk von $P_2$ an die Zelle B herangeführt wird, so daß also auch hier

1) Die Lage des Balles in den ersten Bildern der Fig. 31 ist nicht die ursprüngliche. Er ist von seiner Bildungsstätte am oberen Rand herabgerückt und kehrt später wieder in diese primäre Stellung zurück.

ein Ring gebildet wird, den man im Vergleich mit dem des Ballkeims als „Halbring" bezeichnen könnte. Sehr bemerkenswert aber ist es, daß die Ringbildung, die, nach meinen ziemlich ausgedehnten Erfahrungen, in der normalen Entwicklung eine Ausnahme darstellt, bei den Ballkeimen umgekehrt die Regel ist, so daß sie auch in Zuchten, wo die normalen Keime sich in der gewöhnlichen Weise umgruppieren, fast immer auftritt. Die Tatsache, die ich mehrmals an Ballkeimen beobachtet habe, daß die Oeffnung des Ringes, nachdem sie schon fast verschwunden war, wieder groß wird, um dann erst definitiv beseitigt zu werden, sieht fast wie eine Abneigung gegen den Zusammenschluß aus; und wenn hierin etwas Wahres liegen sollte, so wäre diese Abneigung nach dem Gesagten zwischen zwei Ventralfamilien bedeutend größer als zwischen einer Ventral- und einer Dorsalfamilie.

Das quadratische Vierzellenstadium, wie es durch den Schwund der Ringöffnung entsteht, verschiebt sich alsbald zu einem Rhombus (Fig. 31 d). Es existiert kein Kriterium, auf Grund dessen ermittelt werden könnte, ob die beiden anscheinend identischen Zellenpaare doch eine gewisse innere Verschiedenheit besitzen, welche bewirken würde, daß es stets eine bestimmte Zelle EMSt ist, welche mit $P_2$ des anderen Paares in Kontakt tritt, oder ob hier nur der Zufall entscheidet. Weit wahrscheinlicher ist mir das letztere; die Rautenform wäre dann nur als eine stabilere Anordnung der vier Zellen zu betrachten.

Nicht immer jedoch verläuft die Umlagerung der beiden Schenkel des vierzelligen Ballkeimes in dieser Weise. Manchmal bewegen sie sich in verschiedenen Ebenen; die Ringfigur wird früher oder später windschief, und daraus resultiert nach dem Verschwinden der Oeffnung eine tetraëdrische Gruppierung (Fig. 33 a, b).

Ein dritter Fall ist der, daß die beiden Schenkel nicht zusammenklappen. Dies tritt dann ein, wenn die Schale stark länglich und eng ist. Aehnlich wie bei den **T**-Riesen ZUR STRASSENs haben die beiden Zellenpaare nicht genügende Bewegungsfreiheit.

Endlich eine ganz eigentümliche Umordnung der vier Zellen hat Miss HOGUE beschrieben und in ihren Figuren 24—26 abgebildet; ich verweise auf ihre Darstellung.

Ich gehe auf diese Verschiedenheiten und ihre möglichen Ursachen nicht weiter ein. Im Anfang haben sie die richtige Auffassung der Ballkeime sehr erschwert. Nachdem aber einmal an den typischen und weitaus häufigsten Fällen (Fig. 31) die Wertigkeit der beiden Zellenpaare als zweier Ventralfamilien erkannt war, ließ sich leicht konstatieren, daß dies für die übrigen Fälle ebenfalls gilt.

Kehren wir zu dem „ebenen" Ballkeim der Fig. 31 zurück, so teilen sich nun die beiden Zellenpaare in den meisten Fällen so, daß eine Doppelreihe von je vier Zellen[1]) entsteht (Fig. 31 e und f), die sich, oft schon ehe alle acht Zellen gebildet sind, verbiegt, und zwar sowohl in der Fläche wie nach der Kante (Fig. 31 g). In seitlicher Ansicht ist dieses sehr charakteristische Wurststadium in Fig. 35 wiedergegeben.

Nach dem, was die Entwicklung der einzelnen $^1/_2$-Blastomere gelehrt hat, ist die Deutung sowohl der Teilungsrichtungen, wie auch der Krümmung klar. Wir haben in jeder der beiden vierzelligen Reihen eine normale vierzellige Ventralfamilie (MSt, E, $P_3$ und C) vor uns, und der Bogen, den sie bildet, entspricht der Krümmung, welche die vierzellige Ventralfamilie in jedem normalen Keim darbietet.

Eines aber ist hierbei merkwürdig. Die Ebene, in der die Ventralfamilie des normalen Embryo gekrümmt ist, ist die Medianebene, d. h. auf Vorhergehendes bezogen: es ist die Ebene, zu welcher die vier Blastomeren A, B, EMSt, $P_2$ im Rhombusstadium angeordnet waren; die Konkavität der Krümmung ist gegen die Dorsalfamilie gerichtet. Würden die beiden vierzelligen Reihen des Ballkeims sich in gleicher Weise biegen, so müßten sie, wie Fig. K es schematisch ausdrückt, in der Mitte auseinander weichen; es müßte der Ring, wie er auf dem vierzelligen Stadium bestanden hatte, abermals auftreten. Dies kommt aber niemals vor. Offenbar ist die Adhäsion, welche die beiden Gruppen, oft nach langem Zögern, gewonnen haben, so stark, daß die ihr entgegenwirkende Krümmungstendenz sie nicht überwinden kann. Aber irgendwie vollzieht sich die Krümmung doch; teils so, daß die eine Familie die andere in ihre Richtung zwingt, viel mehr aber dadurch, daß die Krümmung in einer zu der typischen Richtung senkrechten erfolgt, beide Reihen also sich gemeinsam nach der einen oder anderen Seite aus der Medianebene herausbiegen.

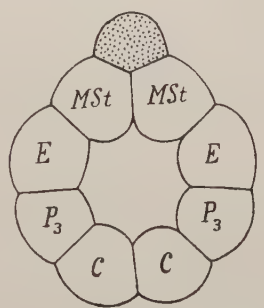


Fig. K.

Den Anschauungen zur Strassens folgend, könnte man sich dies so vorstellen, daß Drehungen der einzelnen Blastomeren von solcher Art stattfinden, daß die eintretende Krümmung de facto doch der normalen entspricht. Wahrscheinlicher kommt es mir vor, daß die Zellen, wenn sie verhindert sind, die typische Krümmung herzustellen, innere Umstimmungen erfahren, welche die Krümmung in abnormer Richtung zustande bringen.

1) Die in der vorläufigen Mitteilung (Boveri und Hogue 1909) in Fig. 5 wiedergegebene Anordnung der acht Zellen ist zwar in manchem Material nicht selten, trotzdem aber als atypisch zu bezeichnen.

Hier seien ein paar Worte über die weitere Furchung der tetraëdrischen Ballkeime (Fig. 33 b) eingeschaltet. Auch bei ihnen geht in den meisten Fällen aus jeder zweizelligen Gruppe eine einfache vierzellige Reihe hervor und es entsteht auf diese Weise das sehr auffallende Bild eines Kreuzes (Fig. 33 c). Wenn nun hier die Krümmung eintritt, richten die beiden Reihen ihre Konkavität gegeneinander und schmiegen sich so ineinander, wie Fig. 33 d es wiedergibt, in welcher jede der beiden Familien durch eine ihre vier Zellen durchziehende Linie kenntlich gemacht ist. In diesem Fall gestattet also der anfangs vom Normalen stärker abweichende Verlauf eine korrektere Fortsetzung.

Kehren wir zu den ebenen Ballkeimen zurück, so geht die Verschiebung, wie sie die beiden Zellenpaare im rhombischen Vierzellen-Stadium gewonnen haben (Fig. 31 d), gewöhnlich auch auf das achtzellige Stadium über. Dann sitzt die eine vierzellige Reihe um eine halbe oder ganze Zellenbreite tiefer als die andere. So kommt das sehr typische Bild der Fig. 35 zustande. Der wurstförmige Körper wird oben und unten von je einer Zelle abgeschlossen, wogegen im mittleren Bereich die Zellen doppelt liegen. Aus den Kernverhältnissen ergibt sich, daß in Fig. 35 die oben frei hervorragende Zelle MSt zu der dem Beschauer zugekehrten Familie gehört, die unten herausragende Zelle C zu der abgewandten.

Wenn später die Krümmung noch stärker wird, gibt gewöhnlich die eine Familie die einreihige Anordnung auf, manchmal beide.

Daß nun jede der beiden Reihen in der Tat einer normalen Ventralfamilie entspricht, wird bestätigt durch das Verhalten der Kerne. Ohne Ausnahme findet sich im achtzelligen Ballkeim der Kernzustand der Fig. 35. Jede Reihe besteht aus zwei Zellen mit diminuierten Kernen, von denen die endständige gewöhnlich mit dem Ball in Berührung steht, und aus zwei Zellen mit ursprünglichen Kernen. Die ersteren sind als MSt und E, die letzteren als $P_2$ und C anzusprechen.

In vollem Einklang damit stehen die Teilungsrichtungen beim Uebergang zum sechzehnzelligen Stadium. Die beiden Mittelzellen jeder Reihe teilen sich längs, die beiden Endzellen teilen sich quer. Dies illustrieren die nach dem Leben skizzierten Figuren 31 h und i, sowie die nach konservierten Präparaten gezeichneten Figuren 36 und 37. Fig. 36 gibt einen achtzelligen Ballkeim in Flächenansicht wieder. Die rechte Familie hat die einreihige Anordnung ziemlich gut bewahrt; von der linken dagegen ist die Zelle $P_2$ auf der dem Beschauer abgewandten Seite aus der Platte herausgedrängt worden. Die rechte Reihe läßt in MSt und C quer gestellte Teilungsfiguren erkennen; die Spindel der Zelle $P_2$ steht in der Längsrichtung der Familie, und ebenso weist die Stellung der Centrosomen in der Zelle E darauf hin, daß sich diese Zelle in der Längsrichtung der Gruppe teilen wird. Die Zellen der linken Familie zeigen, soweit die Ver-

schiebungen eine Aussage erlauben, das Gleiche. Die beiden nach der Lage des Balles als $P_2$ zu diagnostizierenden Zellen enthalten, der Norm entsprechend, Urchromosomen, in den Zellen C findet gerade die Diminution statt.

Ebenso verhält es sich mit dem Keim der Fig. 37. Ich habe diesen Keim in anderer Orientierung abgebildet als die bisher besprochenen, nämlich so, daß die beiden Ventralfamilien sich möglichst in der Stellung präsentieren, wie wir sie in einem bei seitlicher Ansicht gezeichneten normalen Keim orientieren. Das Objekt ist in gleicher Ansicht zweimal wiedergegeben; in a ist die dem Beschauer zugekehrte Familie genauer ausgeführt, in b die abgewandte. Die Uebereinstimmung der ersteren Reihe mit einer normalen Ventralfamilie könnte nicht vollkommener sein. In den Zellen MSt und C (c—γ) sehen wir auf die Teilungsfiguren in der Richtung ihrer Achse, in E und $P_2$ liegen die Spindeln der Länge nach vor uns. Die Zelle, die nach der Lage des Balles als $P_2$ bestimmbar ist, teilt sich mit Urchromosomen, bei der Teilung der Zelle C vollzieht sich die Diminution.

In der abgewandten Reihe (Fig. 37 b) zeigen die Chromatinzustände die gleiche Wertigkeit der Zellen an; dagegen sind die Teilungsrichtungen infolge der Verlagerungen nicht so klar. Auch stellt sich die ganze Familie in einer Ansicht dar, die zwischen Flächen- und Seitenansicht ungefähr die Mitte hält. So präsentieren sich die typischen Querteilungen von MSt und C in schiefer Lage. Die Spindel von $P_2$ ist typisch in der Längsrichtung der Familie eingestellt; und auch die Teilung der aus der Reihe herausgedrängten Zelle E läßt sich unter Berücksichtigung dieser Verlagerung als in der Längsrichtung der Familie erfolgend bezeichnen.

Ich bemerke ausdrücklich, daß diese Fälle nicht etwa ausgewählt günstige sind, sondern daß solche zu Hunderten hätten gezeichnet werden können.

Die erfolgten Querteilungen der Zellen MSt und C, nach dem lebenden Objekt gezeichnet, sind in Fig. 31 h und i zu sehen. Hier treffen wir abermals auf die Erscheinung, die uns, sowohl bei dispermen Keimen (Fig. 28 u. 29, Taf. 15) wie bei den partiell abgetöteten Ballkeimen (Fig. 32 f) begegnet ist, daß die Teilungsrichtung von C auf derjenigen von MSt senkrecht steht. Und auch hier wieder muß die erstere Richtung als die korrektere im Sinne der normalen Entwicklung bezeichnet werden.

Ueber die spätere Entwicklung teile ich nur soviel mit als nötig ist, um zu zeigen, daß sie die Auffassung des Ballkeimes als einer zweifachen Ventralfamilie gleichfalls in jeder Hinsicht bestätigt. Je nach den oben erwähnten verschiedenen Zellanordnungen auf dem vierzelligen Stadium sind die späteren Zustände der Ballkeime im Aussehen ziemlich verschieden. Weitaus am klarsten

sind die „Embryonen", die sich aus dem ebenen Typus (Fig. 31) entwickeln, wie ein solcher in Fig. 39 abgebildet ist. Er ist so orientiert, wie derjenige der Fig. 37, und bietet sich also in der Ansicht dar, in der sich die Ventralfamilie eines normalen Embryo bei der Betrachtung von links präsentiert. Aehnliche Gebilde finden sich in Material, dessen Ballkeime dem ebenen Typus angehören, in großer Zahl. Sie haben mit allen anderen Ballkeimen dies gemeinsam, daß ihnen infolge des Mangels eines primären Ektoderms die Furchungshöhle (primäre Leibeshöhle) fehlt. Der Embryonalkörper ist, mit einer unten zu erwähnenden Einschränkung, kompakt. In ihm kann man nach Beschaffenheit und Gruppierung der Zellen leicht die Elemente zweier parallel vereinigter Ventralfamilien erkennen. Deutlich sind im Präparat an ihrer glasigen Beschaffenheit die Entoblastzellen zu erkennen. Vorn, seitlich und dorsal von ihnen finden sich die Stomatoblasten und Mesoblasten. Ventralwärts, meist etwas über das Entoderm hervorragend, erkennt man die Stammzellen. In Fig. 39 haben wir es ohne Zweifel mit zwei Zellen $P_4$ zu tun, die sich gerade teilen, um die Urgeschlechtszellen zu liefern. Dann folgen, durch die großen Diminutionskörner ausgezeichnet, die Abkömmlinge der Ursomazelle D (braun) und endlich diejenigen der Ursomazellen C (rot), die sich, wie im normalen Embryo, gegen den Rücken empor und nach vorn krümmen. Wo sie hier abrupt aufhören, da eben sollte das primäre Ektoderm sich anschließen; und wenn man, wie es in Fig. 39 geschehen ist, den äußeren Kontur einer normalen Dorsalfamilie hinzuzeichnet, ist die Uebereinstimmung des Bildes mit der Seitenansicht eines normalen Embryo überraschend.

Schon bei den ersten Versuchen, in denen Ballkeime aufgetreten waren, fielen an den daraus entstandenen Zellenhaufen sehr häufig schwanzartige, oft langgestreckte Anhänge auf. Die Figuren 21 und 27 bei Miss HOGUE geben hierfür Beispiele. Nachdem ich die Wertigkeit der Ballkeime einmal erkannt hatte, war die Deutung dieses Anhängsels klar; es ist nichts anderes, als jene aus Abkömmlingen der Ursomazelle C bestehende Zellenreihe, die sich, wie besonders ZUR STRASSENS Schüler H. MÜLLER (1903) genau verfolgt hat, in der Medianebene des normalen Embryo zwischen den primären Ektodermzellen weit auf dem Rücken nach vorn erstreckt.

Dieser Zellenkomplex legt sich manchmal schon auf Stadien, wie dem der Fig. 39, mit seinen Rändern dem dicken Teil des Keimes auf, während sein mittlerer Bereich hohl liegt. So entsteht hier hinten oben ein kleiner, rings abgeschlossener Hohlraum, der dem hintersten Teil der normalen Leibeshöhle entspricht. Auch vorn zwischen den Stomatoblasten und Entoblasten tritt nicht selten ein Hohlraum auf. Später findet man häufig Ansätze zu einem Stomodaeum. Dann aber steht die Entwicklung still.

Ich habe bis jetzt nicht die Zeit gehabt, die vorstehend in aller Kürze ge-

schilderte spätere Entwicklung der Ballkeime so eingehend, als es wünschenswert wäre, zu studieren. Auf Grund dessen, was ich gesehen habe, bin ich der Ueberzeugung, daß sich diese Entwicklung bei dem ebenen Typus mit fast ebensolcher Gesetzmäßigkeit vollzieht, wie diejenige eines normalen Keimes.

An demjenigen Resultat, das für die Zwecke dieser Arbeit die Hauptsache ist: daß die beiden primären Blastomeren eines Ballkeimes in jeder Hinsicht genau die Eigenschaften normaler Zellen $P_1$ besitzen, werden die mitgeteilten Tatsachen keinen Zweifel lassen.

## V. Gibt es bei Ascaris erbungleiche Chromosomenteilung?

Diese Frage habe ich vor 6 Jahren (1904 b) auf Grund meiner Erfahrungen an dispermen Eiern in einer kurzen Mitteilung erörtert und verneint. Da ZUR STRASSEN (1906) meine Argumentation nicht als zwingend anerkannt hat und seinerseits die umgekehrte Antwort für die richtige hält, sei zunächst meine frühere Beweisführung etwas ausführlicher wiederholt. Wir werfen zu diesem Behuf einen Blick auf das oben (p. 135) gegebene Furchungsschema. Wie an jener Stelle schon erwähnt, bedeutet der schwarze Kreis eine Zelle mit ursprünglichem Kern, der weiße eine solche mit diminuiertem Kern, der von vier schwarzen Punkten umgebene weiße Kreis eine Zelle, in der die Diminution stattfindet.

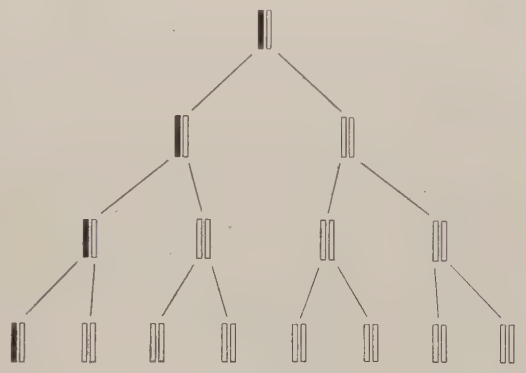


Fig. L.

Wenn wir nun annehmen, daß die Entscheidung darüber, welche Chromosomen den Charakter von „Urchromosomen" bewahren, welche diminuiert werden, im Chromatin selbst vorausbestimmt sein soll, so müssen wir für die Deszendenz eines jeden Chromosoma des normal befruchteten Eies einen ganz entsprechenden Stammbaum zeichnen, wie Fig. L ihn zeigt. Das heißt: wir müssen annehmen, daß jedes Urchromosoma des befruchteten Eies sich durch differentielle Teilung in ein Urchromosoma (schwarz) und in ein — zunächst nicht als solches erkennbares — diminutorisches (weiß) spaltet. Das letztere liefert durch erbgleiche Teilungen fortan lauter gleiche — somatische — Chromosomen. Das Urchromosoma der zweiten Zellgeneration aber zerfällt durch differentielle Teilung abermals in ein Urchromosoma und ein diminutorisches usf.

Da (bei der Varietät bivalens) im normalbefruchteten Ei, also in der ersten Zellgeneration, vier Urchromosomen vorhanden sind, so gibt es dann in

jeder folgenden Zellgeneration wieder vier Urchromosomen, alle in einer der jeweils vorhandenen Zellen vereint.

Die Frage ist nun: was haben wir auf Grund dieser Vorstellung von den Chromatinverhältnissen eines dispermen Eies zu erwarten? Das doppeltbefruchtete Ei der Varietät bivalens besitzt sechs Urchromosomen. Da dieselben die gleiche Wertigkeit haben, wie die vier Chromosomen des einfach befruchteten Eies, so muß nach unserer bisherigen Annahme auch jedes von ihnen sich in ein Urchromosoma und in ein diminutorisches teilen usf. So müssen auch in jeder folgenden Zellgeneration sechs Urchromosomen vorhanden sein. Allein während

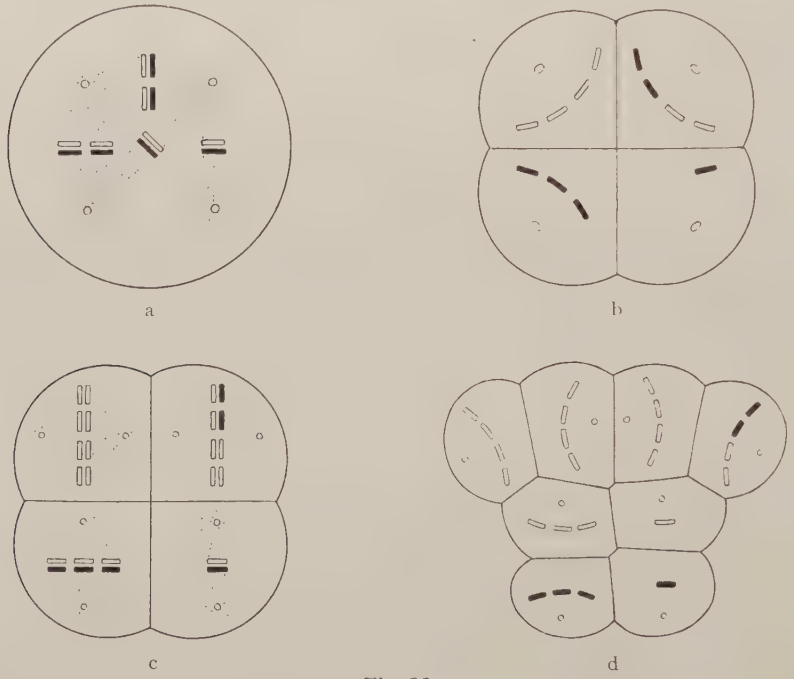



Fig. M.

bei der normalen Entwicklung infolge der regulären Verteilung der Tochterchromosomen sich alle Urchromosomen in einer bestimmten Zellenfolge forterben [1]), müssen sie bei der simultanen Vierteilung des dispermen Eies überwiegend häufig auf mehrere Zellen zerstreut werden. Dies sei an der Hand der Fig. M etwas näher erläutert. In a ist eine der zahlreichen Möglichkeiten, wie die sechs Chromosomen zwischen die vier Pole eingeordnet sein können, gezeichnet, und zwar habe ich diese Gruppierung wirklich beobachtet. Es finden sich zwischen den vier Polen vier „Spindeln" ausgebildet, nämlich in dreien der vier Seiten des Zentren-Quadrats

1) Allerdings müßte hierfür noch eine Einrichtung angenommen werden, welche bewirkt, daß bei jeder differentiellen Teilung alle Chromosomen die gleichen Spalthälften dem gleichen Pol zukehren.

und in einer Diagonale. Jedes der sechs Chromosomen ist, unserer Annahme gemäß, in differentieller Teilung begriffen; das schwarze Tochterchromosoma soll ein Urchromosoma bedeuten, das weiße ein diminutorisches [1]). Die Orientierung der beiderlei Spalthälften ist aus später zu besprechenden Gründen so gewählt worden, daß in den beiden senkrecht stehenden Spindeln, sowie in der diagonalen, die diminutorischen Spalthälften nach oben gerichtet sind.

In Fig. M, b ist der aus dieser Anordnung sich ergebende Chromatinbestand der vier simultan entstandenen Tochterzellen dargestellt. Die linke untere Zelle hat drei, die rechte untere ein Urchromosoma erhalten; die linke obere Zelle besitzt vier diminutorische Chromosomen, die rechte obere nebeneinander je zwei Urchromosomen und zwei diminutorische. In c finden wir die vier Zellen in Vorbereitung zur nächsten Teilung. Unserer Annahme gemäß spalten sich die sechs diminutorischen Chromosomen in gleichwertige Tochterchromosomen, die sechs Urchromosomen wieder je in ein Urchromosoma und ein diminutorisches. So erhalten wir das achtzellige Stadium der Fig. M, d. Fünf der acht Zellen enthalten nur somatische Chromosomen (weiß) in verschiedener Zahl, zwei Zellen besitzen nur Urchromosomen, eine enthält zur Hälfte diese Art, zur Hälfte jene.

Ganz allgemein läßt sich das Resultat folgendermaßen formulieren: ist die Differenzierung in Urchromosomen und in somatische Chromosomen ein autonomer Vorgang des Chromatins, so muß jeder auf dem achtzelligen Stadium während der Mitose untersuchte disperme bivalens-Keim genau sechs Urchromosomen darbieten, in variabelster Weise auf die acht Zellen verteilt. Dabei muß es sich nicht selten ereignen, daß Urchromosomen und somatische in der gleichen Zelle zusammen vorkommen. Dies muß nämlich immer dann eintreten, wenn drei von den vier Polen durch drei chromosomenhaltige Spindeln verbunden sind, wie es sehr häufig beobachtet wird und auch in dem Ei, dessen Gruppierung der Fig. M, a zugrunde gelegt ist, der Fall war. Wie man sich auch in dieser Figur die in der supponierten differentiellen Teilung begriffenen Chromosomen orientiert denken mag, stets muß mindestens eine Zelle entstehen, welche beiderlei Chromosomenarten zugeteilt erhält.

Allerdings ist dieses letztere Kriterium nur dann beweiskräftig, wenn es positiv ausfällt. Würde sich wirklich in einem dispermen Keim eine Mitose finden, die neben großen Urchromosomen kleine somatische enthält, so wäre damit für die Annahme differentieller Chromosomenteilung eine wichtige Stütze gewonnen. Kommt solches nicht zur Beobachtung — und in der Tat ist es mir in keinem einzigen Fall begegnet — so braucht man darum auf jene Anschauung noch nicht

1) Ich bleibe, in Anlehnung an meine älteren Schemata (1904a), bei dieser Markierungsweise. Zur Strassen (1906, p. 273, Fig. RRRR) hat das Schwarz und Weiß umgekehrt verwendet.

zu verzichten. Denn man kann immer noch annehmen, daß gerade in den Eiern, aus denen die untersuchten Keime hervorgegangen sind, jene Gruppierung, die zur Mischung der beiderlei Chromosomenarten führen müßte, nicht gegeben war.

Die Zahl der Urchromosomen dagegen ist ein entscheidendes Merkmal. Finden sich auf dem Stadium der Fig. M, d mehr oder weniger als sechs Urchromosomen, so ist unsere bisherige Annahme sicher widerlegt.

Ehe wir nun zur Betrachtung der Tatsachen schreiten, sei noch die andere Möglichkeit betrachtet, wonach alle Chromosomenteilungen der Ascaris-Entwicklung gleichwertige Abkömmlinge liefern und lediglich die Umgebung darüber entscheidet, ob ein solcher Abkömmling den ursprünglichen

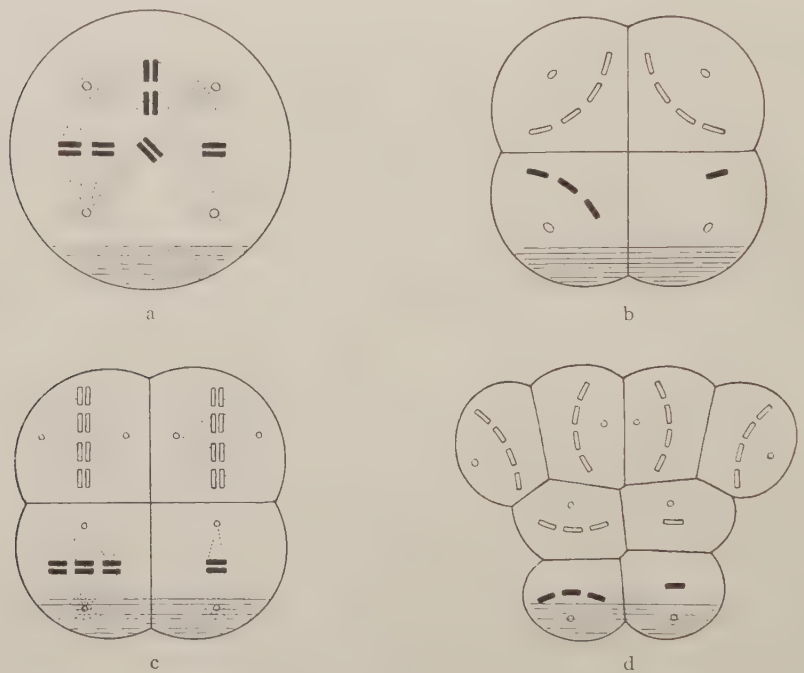



Fig. N.

Charakter bewahrt oder die Diminution erleidet. Die einfachste Vorstellung, die man sich bei dieser Grundannahme bilden kann, ist die, daß man, fußend auf der nachgewiesenen Heteropolie des Eiplasmas, in schematischer Weise eine animale und eine vegetative Eihälfte unterscheidet. Bei der normalen Entwicklung stellt sich die Spindel so ein, daß der eine Pol in die animale, der andere in die vegetative Eihälfte zu liegen kommt. Die erste Furche scheidet dann diese beiden verschiedenwertigen Bereiche voneinander; die animale Blastomere (AB), bezw. ihre Tochterzellen, lösen die Diminution aus, die vegetative ($P_1$) nicht. Die Zelle $P_1$ teilt sich aber ihrerseits wieder in zwei protoplasmatisch ungleichwertige Zellen

(EMSt und $P_2$), von denen wieder die eine die ihr zufallenden Chromosomen zur Diminution veranlaßt, u. s. f.

In Fig. N ist dargestellt, wie sich unter dieser Annahme die Chromatinverhältnisse eines dispermen Keimes gestalten. Es ist in a die gleiche Gruppierung der Chromosomen zwischen den vier Zentren angenommen, wie in Fig. M, nur mit dem Unterschied, daß sich nach unserer zweiten Annahme die sechs Chromosomen in gleichwertige Hälften spalten. Die am unteren Eipol eingetragene horizontale Schraffierung soll ausdrücken, daß die untere Eihälfte die vegetative ist. Für die Orientierung der vierpoligen Figur zur Eipolarität ist der einfachste Fall angenommen, daß zwei der quadratisch gruppierten Pole in der animalen, zwei in der vegetativen Eihälfte liegen. Fig. N, b gibt das aus dieser Anordnung resultierende Vierzellenstadium wieder; die zwei unteren Zellen sind aus der vegetativen Eihälfte entstanden; sie entsprechen in ihrem Plasma der normalen Zelle $P_1$, ihre Chromosomen bleiben also Urchromosomen. Die zwei oberen Zellen entsprechen in ihrem Plasma der normalen Zelle AB; ihre Chromosomen sind der Diminution verfallen, was, obgleich es ja erst später eintritt, schon in Fig. b dadurch ausgedrückt ist, daß diese Chromosomen weiß gezeichnet sind. Fig. N, c gibt den Uebergang zum Achtzellenstadium. Der Unterschied gegenüber Fig. M, c ist wiederum der, daß nicht eine differentielle Chromosomenteilung, sondern eine solche des Plasmas stattfindet. In den beiden unteren Zellen bildet sich, wenn er nicht schon vom Ei her vorhanden war, ein Gegensatz einer oberen und unteren Zone aus, welche durch die Zellteilung auf die beiden Tochterzellen verteilt werden (d). Die Plasmabeschaffenheit der oberen Zelle löst wieder die Diminution aus, die der unteren nicht.

Wenn wir also einen dispermen Keim auf diesem Stadium untersuchen, so wird er nach unserer jetzigen Hypothese erstens niemals beiderlei Chromosomenarten in der gleichen Zelle enthalten können; zweitens aber, und dies ist für die Prüfung unserer Frage ungleich wichtiger: er wird in der Regel nicht sechs Urchromosomen aufweisen, wie es nach der ersten Hypothese zu fordern ist, sondern mehr oder weniger; so viele eben, als durch die in der mehrpoligen Mitose bewirkte zufällige Verteilung der Tochterchromosomen in die „vegetativen“ Blastomeren gelangt sind, in unserem Fall also vier.

Die von mir beobachteten dispermen Keime beweisen nun in völlig klarer Weise die letztere Alternative. In keinem einzigen Fall habe ich Urchromosomen und somatische in der gleichen Zelle nebeneinander getroffen. Wenn darin auch, nach dem oben (p. 173) Gesagten, kein strenger Beweis gegen die erste Hypothese liegt, so spricht dieser Befund doch schon mit Entschiedenheit für die zweite. In allen von mir weit genug verfolgten dispermen Keimen trat bei der Teilung derjenigen Zellen, denen nach dem Furchungsverlauf die Wertigkeit A oder B

zuzuschreiben war, die Diminution ein. Urchromosomen erhielten sich nur in der Reihe der „Stammzellen“ (P), mit einziger Ausnahme des Embryo der Fig. 1 (Taf. 11), wo die bei der Teilung der Zelle EMSt zu erwartende Diminution nicht eingetreten war. Allein diese Abweichung ist für unser Problem belanglos; denn es handelt sich für uns ja nur um die Frage, wie sich die aus der vierpoligen Mitose in die Zelle $P_1$ übergegangenen Chromosomen verhalten, in welcher Beziehung das Objekt gleich allen anderen der zweiten Hypothese völlig Genüge leistet.

Das entscheidende Moment für unsere Frage liegt, wie oben betont, in der Zahl der Urchromosomen. Nach der ersten Hypothese sollten sie, wenn wir die für univalens geltenden Zahlen auf bivalens umrechnen, in allen dispermen Keimen auf jedem Stadium in Summa sechs betragen. Nach der zweiten Hypothese dagegen muß diese Zahl variabel sein. In der Tat haben meine Beobachtungen ergeben, daß sie bei den verschiedenen Keimen zwischen zwei und zwölf (univalens wieder auf bivalens umgerechnet) schwanken kann.

Diese großen Schwankungen hängen natürlich aufs engste mit dem Vorkommen der drei oben unterschiedenen Dispermie-Typen zusammen. Die niedersten Zahlen finden sich beim Typus I, die höchsten beim Typus III, während Typus II in der Mitte steht. Dies sei nun an den abgebildeten Keimen etwas näher betrachtet.

Den Typus I repräsentieren die Embryonen der Figuren 1, 2 und 3 (Taf. 11). Am klarsten ist derjenige der Fig. 3 (k und l). Wir finden hier die Zelle $P_2$ gerade in Teilung; sie enthält vier Urchromosomen. Ihre Schwesterzelle EMSt hat sich vor Kurzem unter Diminution geteilt. Alle anderen zwölf Zellen, welche die drei Dorsalfamilien (das primäre Ektoderm) repräsentieren, enthalten diminuierte Kerne. Es stammen also nur von vieren der sechs Chromosomen des Eies Urchromosomen ab.

In dem Keim der Fig. 1 (n und o) besteht die Ventralfamilie bereits aus vier Zellen (MSt, E, $P_3$, C) mit ruhenden Kernen, wobei als ungewöhnlich die schon erwähnte Erscheinung hervorzuheben ist, daß die Zellen MSt und E noch ursprüngliche Kerne enthalten. Dies ist deshalb für unsere Frage günstig, weil nun vier Kerne zur Verfügung stehen, an denen geprüft werden kann, wie viele Chromosomen die Urzelle der Ventralfamilie, die Zelle $P_1$, erhalten hatte. Dank den an allen vier Kernen aufs beste sich ausprägenden vier Schleifenenden[1]) läßt sich diese Zahl mit voller Sicherheit auf zwei bestimmen. Also nur zwei von den sechs Chromosomen des Eies haben in diesem Keim Abkömmlinge vom ursprünglichen Charakter geliefert. Alle anderen Abkömmlinge sind diminuiert worden. Es ist klar, daß in diesem Fall, wo von

1) Vgl. Boveri, Die Blastomerenkerne von Ascaris und die Theorie der Chromosomenindividualität (1909).

den zwölf Tochterchromosomen des Eies nur zwei in die Zelle $P_1$ übergegangen sind, die drei Dorsalfamilien durchschnittlich erheblich chromatinreicher sein müssen, und damit stimmt aufs beste die sehr beträchtliche Größe ihrer diminuierten Kerne. Man vergleiche damit den in Fig. 1 p gegebenen Umriß eines primären Ektoblastkernes aus einem normalen Keim des entsprechenden Stadiums.

Wie der Embryo der Fig. 1, so ist nach meiner Ueberzeugung auch derjenige der Fig. 2 (m und n) zu beurteilen. Die Zellen $P_3$ und C sind die einzigen von den 16 Zellen, welche ursprüngliche Kerne enthalten. Jeder dieser Kerne zeigt vier Fortsätze, die entsprechend der langen Zeit, die seit der letzten Teilung verflossen ist, sehr dick sind und ein feines Chromatingerüst enthalten. Nach der ganzen Konfiguration und besonders auch nach der Größe des zentralen Kernraumes halte ich es für sicher, daß wir es auch hier mit Kernen zu tun haben, die nur zwei Chromosomen enthalten. Dies wird weiterhin bestätigt durch die geringe Menge des abgestoßenen Chromatins in der vor Kurzem geteilten (blauen) Schwesterzelle und durch die beträchtliche Kerngröße in den meisten gelben Zellen. Zum Vergleiche betrachte man die Diminutionsbrocken in den blauen Zellen, sowie die Kerngrößen in den primären Ektodermzellen in Fig. 3.

Aber selbst, wenn wir für die beiden Kerne der Fig. 2 je vier Chromosomen anzunehmen hätten, wäre der Embryo immer noch ein weiteres Beweisstück für unser Ergebnis, daß in dispermen Keimen nicht alle sechs Chromosomen des Eies Deszendenten von generativem Charakter liefern müssen.

Wie die Keime mit einer Zelle $P_1$ naturgemäß die besten Beispiele dafür liefern, daß im dispermen Embryo übermäßige Diminution eintreten kann, so ist umgekehrt bei den Keimen mit drei Zellen $P_1$ (Typus III) auf übermäßige Produktion von generativen Chromosomen zu rechnen. Die Embryonen der Figuren 13 und 14 (Taf. 13) bestätigen dies. Beide gehören der Varietät univalens an, so daß wir also an Stelle der Zahl sechs mit der Zahl drei zu rechnen haben.

Der Keim der Fig. 13 zeigt uns die drei Zellen $P_2$ gerade in Teilung; wir finden in der linken Keimbahn ein Chromosoma, in der mittleren und rechten je zwei, im ganzen also fünf. In die Dorsalfamilie ist sonach nur eines von den sechs Tochterchromosomen des Eies übergegangen; nur dieses hat ausschließlich somatische Abkömmlinge geliefert.

Das äußerste Extrem in dieser Hinsicht bietet der Keim der Fig. 14 (e), bei dem die Dorsalfamilie überhaupt kein Chromatin erhalten hat. Hier läßt sich nach der Zahl der Schleifenenden in der rechten Keimbahn ein Urchromosoma nachweisen, in der mittleren zwei, in der linken drei. Da bei der Lage des

Keimes die Kerne der beiden linken Zellen $P_3$ und C sich beinahe decken und noch durch eine darüber gelegene Zelle teilweise verdeckt sind, habe ich sie in Fig. 14 f und g noch einmal besonders gezeichnet, wo nun in jedem Kern sechs Schleifenenden aufs klarste hervortreten. Hier haben also alle sechs Tochterchromosomen des Eies den generativen Charakter bewahrt.

Für den Dispermie-Typus II endlich habe ich die von mir gefundenen Zahlen schon in dem Aufsatz von 1904b mitgeteilt. Es ergab sich — wir haben es hier wieder mit der Varietät bivalens zu tun — die Summe der Urchromosomen in den beiden Zellen $P_2$ in einem Fall (Fig. 8 m und n) als acht (5 + 3), in einem zweiten (Fig. 10 h und i) als sieben (4 + 3), in zwei weiteren, von denen nur der eine in Fig. 7 g und h wiedergegeben ist, als sechs (3 + 3 und 4 + 2), und endlich in zweien als fünf (3 + 2). Der eine dieser beiden letzteren Keime ist in Fig. 6 abgebildet; hier sind die Chromosomen leicht zu zählen. Der andere dagegen, der in Fig. 9 i und k gezeichnet ist, ist in seiner einen Ventralfamilie schon so weit vorgeschritten, daß die Schwesterzellen C und $P_3$ bereits ruhende Kerne enthalten. Allein die Schleifenenden sind in diesen Kernen noch so wohl ausgeprägt, daß man die Chromosomenzahl mit Sicherheit auf drei bestimmen kann; in der anderen Keimbahn sind es zwei.

Die Mehrzahl der von mir verfolgten Keime des Typus II leidet an dem Nachteil, daß die Ventralfamilien den dorsalen beim Uebergang vom Acht- zum Sechzehnzellenstadium etwas vorausgeeilt waren. So kommt es, daß dort, wo die Zellen $P_2$ gerade während der Teilung, also in dem für die Feststellung der Chromosomenzahl günstigsten Stadium abgetötet worden sind, sich fast überall in einer oder beiden Dorsalfamilien noch Zellen mit ursprünglichen Kernen finden. Hier also ist der Einwand möglich, man könne nicht wissen, wie solche Zellen sich weiter verhalten würden; vielleicht sei es gar nicht richtig, sie als primäre Ektodermzellen aufzufassen, und es könnten in ihnen noch Urchromosomen stecken, die an anderer Stelle fehlen. Es ist klar, daß dieser Einwand nur gegen die Fälle mit zu wenig Urchromosomen einen Sinn hat; denn wo es, wie in Fig. 8 und 10, schon in den Ventralfamilien mehr als sechs sind, würde ja ein weiteres Plus von Urchromosomen die Abweichung von der Zahl sechs nur noch vergrößern.

Allein auch gegenüber einem Fall, wie dem der Fig. 6 g mit fünf Urchromosomen in den beiden Ventralfamilien dürfte das Bedenken kaum eine Berechtigung haben. Denn die in meinen Figuren gelb gezeichneten Zellen, welche noch ursprünglich Kerne aufweisen, sind überall solche von der Wertigkeit A oder B, also Zellen, welche auch im normalen Embryo noch den ursprünglichen Chromatinbestand besitzen, um erst bei ihrer Teilung die Dimi-

nution zu erleiden. Es ist mir kein einziger Keim des Typus II vorgekommen, bei dem in einer Zelle, die nach der Furchungsart als a oder b (α oder β) anzusprechen war, noch Urchromosomen vorhanden waren. Danach halte ich es für zweifellos, daß auch die A- und B-wertigen Zellen der in Rede stehenden Keime bei ihrer Teilung die Diminution erlitten hätten. Doch sei betont, daß angesichts der völlig klaren Fälle unsere Beweisführung auf die fraglichen Keime verzichten kann.

Auf Grund der vorstehenden Analyse darf, wie ich denke, der Satz als gesichert gelten: ob ein Chromosoma diminuiert wird oder nicht, hängt ausschießlich ab von der Umgebung, in der es sich befindet.

Schon in meiner früheren Darstellung habe ich darauf hingewiesen, daß, wenn es nur disperme Keime des Typus II gäbe, die Auslösung der Diminution als von den Centrosomen abhängig gedacht werden könnte. Man könnte annehmen, daß sich die Centrosomen vom Ei an differentiell teilen, immer in eines, das die mit ihm in Beziehung tretenden Tochterchromosomen in diminutorische verwandelt, und eines, das dies nicht tut. Bei der Dispermie würde dieser Zentren-Stammbaum doppelt vertreten sein und so müßten zwei Keimbahnen entstehen. Allein die Dispermiefälle mit einer und mit drei Keimbahnen schließen diese Hypothese sofort aus. Und so bleibt nur die Möglichkeit übrig, daß die Beschaffenheit des Plasmas es ist, welche das Schicksal der in ihm liegenden Chromosomen nach der einen oder andern Richtung bestimmt.

Wie man sich dies vorstellen kann, darüber habe ich mich früher (1904 b, p. 19) folgendermaßen geäußert: „Wie bekannt, besitzt das Ascaris-Ei vor Beginn der Furchung eine ausgeprägte Heteropolie; wir können in schematischer Weise eine ‚animale" und „vegetative" Hälfte an ihm unterscheiden. Indem bei der normalen Entwicklung der eine Spindelpol in die animale, der andere in die vegetative zu liegen kommt, scheidet die erste Furche diese beiden verschiedenwertigen Bereiche voneinander; die animale Zelle löst Diminution aus (wenn auch gewöhnlich erst in ihren Tochterzellen), die vegetative nicht. Die vegetative Zelle teilt sich aber ihrerseits wieder in zwei protoplasmatisch ungleichwertige Zellen, von denen wieder die eine die ihr zufallenden Chromosomen zur Diminution veranlaßt u. s. f."

„Im doppeltbefruchteten Ei ist die Stellung der Zentren variabel, dementsprechend sind die durch die simultane Vierteilung entstehenden Zellen in verschiedenen Keimen von verschiedener Wertigkeit. Wir werden annehmen dürfen, daß in denjenigen Fällen, welche Doppelfurchung (unseren Typus II) zeigen, die Vierteilung des Eies so erfolgt war, daß die vegetative Eihälfte zwei Blastomeren und die animale zwei geliefert hat. Die Fälle mit einer Keimbahn (Typus I) lassen sich so erklären, daß eine rein vegetative, eine rein animale und zwei äquatoriale, also in unserem Sinn gemischte Zellen gebildet worden sind und

daß die letzteren ihr Chromatin ebenso zur Diminution veranlassen, wie eine rein animale Zelle."

An diesen Ausführungen halte ich zwar das Prinzipielle auch jetzt noch für zutreffend, dagegen bedarf die spezielle Annahme des letzten Satzes auf Grund meiner seitherigen Erfahrungen einer Korrektur. Schon ZUR STRASSEN (1906, p. 278) hat das Bedenken erhoben, daß man bei dieser Hypothese durch die dispermen Keime mit drei Keimbahnen in Verlegenheit gebracht werde. Denn es erhebe sich die Frage, warum die zwei „äquatorialen" Zellen, von denen in meiner Erörterung die Rede ist, im einen Fall die Wertigkeit AB, im andern die Wertigkeit $P_1$ erhalten. Dieser Einwand erschien mir zunächst deshalb bedeutungslos, weil damals Eier mit drei Keimbahnen nicht bekannt waren. Denn der von

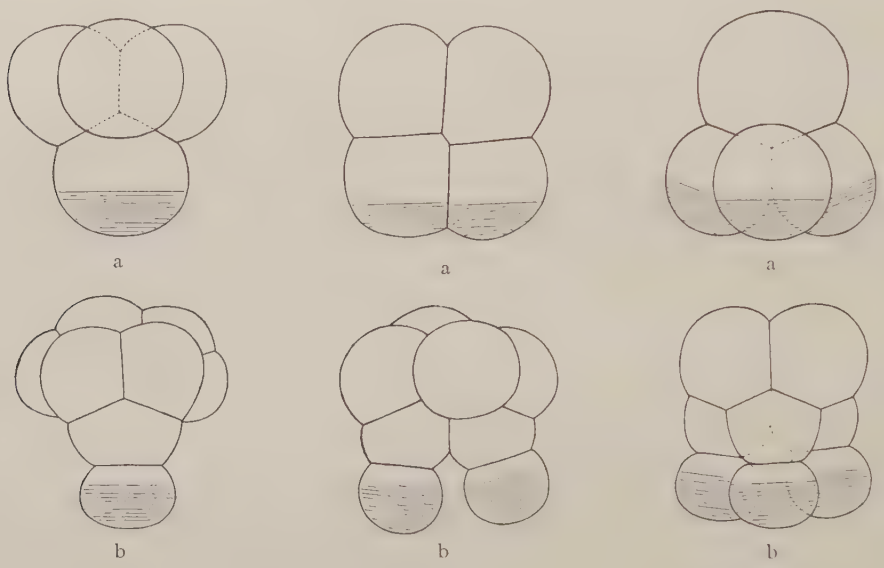


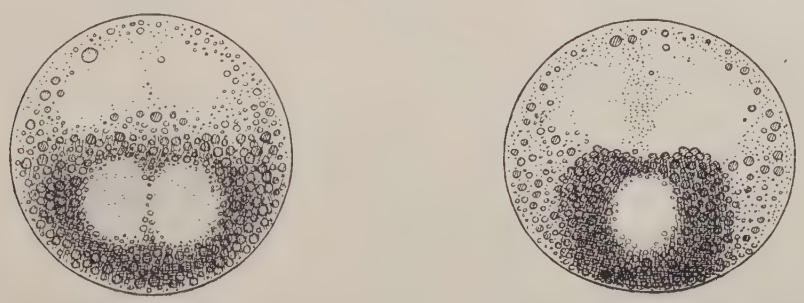

Fig. O. Fig. P. Fig. Q.

ZUR STRASSEN (1906, p. 277) als Beispiel abgebildete Keim ist sicher nicht ein Embryo mit drei Keimbahnen (Typus III), sondern er gehört dem Typus II an. Die von ZUR STRASSEN als Zelle einer dritten Keimbahn angesprochene Blastomere ist eine Zelle von der Wertigkeit AB, die in der gewohnten Weise noch den ursprünglichen Kernzustand bewahrt hat.

Nachdem ich aber inzwischen selbst disperme Keime mit drei Zellen $P_1$ gefunden habe, wird das Bedenken ZUR STRASSENS beachtenswert, läßt sich aber auch sofort zerstreuen. Meinen früheren Betrachtungen hatte ich lediglich solche vierpolige Figuren zugrunde gelegt, deren Zentren zu einem Quadrat gruppiert sind. Nun weisen aber sowohl die Teilungsfiguren dispermer Eier als auch die Gruppierung, in der die simultan entstandenen vier Blastomeren gefunden

wurden, darauf hin, daß tetraëdrische Zentrenstellung weit häufiger ist als quadratische. Für tetraëdrische Teilungsfiguren macht aber die Tatsache, daß manchmal drei Zellen AB, manchmal drei Zellen $P_1$ entstehen, keine Schwierigkeit. Man braucht sich nur das Tetraëder im ersten Fall so orientiert zu denken, daß drei Zentren in gleicher Höhe in der animalen Eihälfte liegen, im zweiten Fall dagegen umgekehrt so, daß drei Zentren gleichmäßig in der vegetativen Hemisphäre verteilt sind, um, wie Fig. O, a und Q, a es darstellen, dort drei vegetative Blastomeren neben einer animalen, hier drei animale neben einer vegetativen zu erhalten.

Daß die dispermen Keime mit drei Zellen $P_1$ (Typus III) in der Tat aus der supponierten Orientierung einer tetraëdrischen Teilungsfigur — wenn auch nicht ausnahmslos — hervorgehen, läßt sich aus meinen Beobachtungen mit großer Wahrscheinlichkeit erschließen. Wie oben (p. 148) erwähnt worden ist, habe ich die dispermen Keime dieses Typus zuerst unter zentrifugierten



a b

Fig. R.

Eiern angetroffen. Das Material, unter dem sie aufgetreten waren, bestand aus Eiern, deren Dotter schon vor Beginn des Zentrifugierens fast völlig in der einen Eihälfte angehäuft war, so daß also hier die Eiachse sich aufs deutlichste ausprägte (Fig. R, a und b). Wie ich kürzlich (1910) mitgeteilt habe, stellen sich solche Eier beim Beginn des Zentrifugierens in großer Zahl so ein, daß die dotterhaltige, vegetative Hemisphäre als die leichtere sich der Rotationsachse zuwendet. Sie werden also in der Richtung ihrer Achse zentrifugiert. Die Dotterkalotte bildet sich am vegetativen Pol, die schweren Granula sammeln sich am animalen. Werden solche Eier einige Zeit vor der Teilung der Zentrifugalwirkung entrückt, so daß die Spindel ihre Normalstellung einnehmen kann, so teilen sie sich in sehr charakteristischer Weise so, daß die Zelle $P_1$ an ihrem unteren Pol den gesamten Dotter enthält, während am oberen Pol der Zelle AB alle Granula angehäuft sind.

Die unter solchen zweizelligen Keimen gefundenen dispermen trugen nun, wie oben schon hervorgehoben, eine ganz entsprechende Lagerung der von der

Zentrifugalkraft beeinflußten Einlagerungen zur Schau. Eine größere, meist völlig dotterlose Zelle saß drei kleineren auf, die gleichmäßig mit Dotter ausgestattet waren.

Nach diesen Befunden halte ich es für nahezu sicher, daß die fraglichen dispermen Eier gleichfalls in der Richtung ihrer Achse zentrifugiert worden waren; und wenn dies richtig ist, dann folgt aus der Anordnung des Dotters in der Tat, was oben postuliert worden ist, daß die drei kleineren Blastomeren gleichmäßig aus dem vegetativen Bereich des Eies herausgeschnitten worden sind, während die größere der animalen Hemisphäre entstammt.

Allerdings muß nun hinzugefügt werden, daß Typus III nicht nur aus dieser Konfiguration hervorgehen kann, sondern auch aus quadratischer oder rhombischer Zentrenstellung, wie der auf den Tafeln 14 und 15 dargestellte Keim lehrt, wo das Ei (Fig. 16, Taf. 14) — das einzige disperme Ei, das ich in Teilung gesehen habe — sich in vier rhombisch angeordnete Zellen durchgeschnürt hat, deren Größe und Dottergehalt kaum bezweifeln läßt, daß eine Zelle dem animalen, die ihr gegenüberstehende dem vegetativen Pol entspricht, während die zwei anderen aus äquatorialen Bereichen sich gebildet haben.

Gerade dieser Fall, der beweist, daß die im Aequator sich abschnürenden Zellen die Qualität $P_1$ erhalten, macht es nun sehr wahrscheinlich, daß die Fälle mit einer Zelle $P_1$, die ich früher auf die soeben betrachtete Konfiguration zurückgeführt hatte, sich nicht aus ihr, sondern aus tetraëdrischer Zentrenstellung mit drei in der animalen Hälfte gelegenen Zentren ableiten (Fig. O, p. 180). Die freilich sehr spärlichen Tatsachen, die zur Prüfung dieser Annahme dienen können, sind ihr günstig. Alle dispermen Keime des Typus I habe ich als tetraëdrische Vierzellenstadien gefunden; und wenn dies auch, wie oben gezeigt worden ist, kein Beweis dafür ist, daß die vier Zellen schon bei ihrer Entstehung diese Stellung zueinander innehatten, so dürfte doch wenigstens für den Keim der Fig. 1 (Taf. 11), dessen Zellen später aus der tetraëdrischen Anordnung zu einer rhombischen übergingen, kein Zweifel bestehen, daß die Ausgangsstellung wirklich die tetraëdrische gewesen ist.

Für die Keime endlich mit zwei Zellen $P_1$ (Typus II) darf die frühere Vorstellung beibehalten werden, daß zwei Zentren in der animalen, zwei in der vegetativen Eihälfte liegen (Fig. P, p. 180), wobei sowohl quadratische, wie auch tetraëdrische Stellung der Pole angenommen werden kann. Denn auch bei letzterer Stellung ist eine solche Orientierung der Teilungsfigur zu der Eipolarität möglich, daß zwei Blastomeren aus der animalen, zwei aus der vegetativen Eihälfte herausgeschnitten werden.

So also lassen sich die drei Dispermietypen unter der Annahme ausschließlich äqualer Chromosomenteilung in ungezwungener Weise erklären.

Daß diese Argumentation in ihrem wesentlichen Teil einem Einwand ausgesetzt sein könnte, hätte ich nicht gedacht. Und doch ist ein solcher von ZUR STRASSEN (1906) erhoben worden. Eines allerdings erkennt ZUR STRASSEN (p. 275) durch meine Ergebnisse als bewiesen an, daß nämlich die Entscheidung, ob ein Chromosoma diminuiert wird oder nicht, in der Tat von der Beschaffenheit des Protoplasmas abhängt. Trotzdem aber glaubt er an der Hypothese einer qualitativ-ungleichen Chromosomenteilung festhalten zu müssen. Denn es frage sich eben, wie das Plasma der beiden primären Blastomeren so verschieden wird, daß die eine ihre Chromosomen zur Diminution veranlaßt, die andere nicht. Nach ZUR STRASSEN wird diese Verschiedenheit durch den Kern induziert, in der Weise, daß jedes Chromosoma des befruchteten Eies sich in eine Hälfte spaltet, welche in ihrem künftigen Plasmabezirk die Qualität AB hervorruft, und in eine Hälfte, welche die Qualität $P_1$ bewirkt. Diese differentielle Chromosomenteilung wäre demnach, was genau zu beachten ist, nicht eine Teilung in Urchromosomen und diminutorische, sondern, wie man es am einfachsten ausdrücken könnte, eine Teilung in AB-Chromosomen und in $P_1$-Chromosomen.

Im normal befruchteten Ei werden die Chromosomen nach ZUR STRASSEN durch eine gewisse Heteropolie des Eiplasmas so eingestellt, daß alle AB-Spalthälften nach der einen Seite gerichtet sind, alle $P_1$-Hälften nach der anderen. Die Tochterzelle, der die AB-Chromosomen zugefallen sind, erhält dadurch die plasmatische Eigenschaft AB und diese Plasmabeschaffenheit ihrerseits bewirkt nun die Diminution.

Es leuchtet ein, daß danach auch die verschiedenen Typen der Dispermie ganz anders zu erklären sind als nach meiner Auffassung. Wie viele Keimbahnen entstehen, dies hängt nach ZUR STRASSEN nicht von der Richtung ab, in welcher die Furchen das Ei in vier Zellen zerlegt haben, sondern davon, in wie viele von den vier Zellen die $P_1$-Chromosomen gelangt sind. Allerdings erhebt sich hier eine gewisse Schwierigkeit, die ZUR STRASSEN wohl erkannt hat. Da nämlich, wie oben (p. 173) erörtert worden ist, infolge der Konstitution vieler mehrpoliger Mitosen nicht selten in eine oder mehrere Tochterzellen des sich vierteilenden Eies sowohl AB- wie $P_1$-Chromosomen gelangen müssen (vgl. Fig. M, a und b, p. 172), so sieht sich ZUR STRASSEN durch meine Ergebnisse zu der Hilfsannahme genötigt, daß in diesen Fällen die Majorität der Chromosomen entscheidet. Hat eine Zelle mehr AB-Chromosomen, so erhält ihr Plasma die Eigenschaft AB, hat sie mehr $P_1$-Chromosomen, so siegt die Qualität $P_1$. Wie es ist, wenn eine Zelle beide Chromosomenarten in gleicher Zahl besitzt, wie in Fig. M, b, wird von ZUR STRASSEN nicht diskutiert.

Stellen wir nun die beiden Hypothesen einander kurz gegenüber! Beide

gehen von der Vorstellung einer plasmatischen Heteropolie des Eies aus. Nach meiner Anschauung genügt diese, um zu bewirken, daß nach erfolgter Zwei- oder Vierteilung des Eies die entstandenen Zellen entweder die Qualität AB oder die Qualität $P_1$ besitzen. Wo die Qualität AB besteht, erfolgt die Diminution. Eine differentielle Chromosomenteilung gibt es nicht.

Nach ZUR STRASSENs Hypothese hat die plasmatische Heteropolie des Eies nur die Aufgabe, die Chromosomen, die sich in eine AB-Hälfte und in eine $P_1$-Hälfte spalten, richtig einzustellen. So werden im normal befruchteten Ei die AB-Hälften nach der einen, die $P_1$-Hälften nach der anderen Seite geführt. Erst die Qualität dieser Chromosomen verleiht den beiden Zellen jenen verschiedenen Charakter, der nun wieder rückwirkend über das weitere Schicksal der Chromosomen selbst entscheidet. Im dispermen Ei muß der Mechanismus für die richtige Einstellung der Chromosomen in vielen Fällen versagen, so z. B. auch bei jenen Spindeln der vierpoligen Figur, die auf der Protoplasmaachse senkrecht stehen; und es müssen deshalb in den primären Blastomeren eines dispermen Eies häufig $P_1$- und AB-Chromosomen nebeneinander vorkommen. An solchen Fällen von Dispermie tritt das Spezifische der Auffassung ZUR STRASSENS besonders deutlich hervor. Denn es ergibt sich nun, daß nach seiner Hypothese die ursprüngliche Qualität eines Chromosoma für dessen späteres Schicksal irrelevant ist. Liegt z. B. ein $P_1$-Chromosom in der gleichen Zelle mit zwei AB-Chromosomen, so erhält, nach ZUR STRASSENs Majoritätshypothese, das Plasma dieser Zelle die Eigenschaft AB; und diese Eigenschaft löst nun auch an dem $P_1$-Chromosoma, bezw. an allen seinen Abkömmlingen, die Diminution aus, so daß man wohl direkt sagen darf: ein unter eine Majorität von AB-Chromosomen geratenes $P_1$-Chromosoma wird so umgestimmt, daß es sich weiterhin genau wie ein AB-Chromosoma verhält; und ebenso geschieht es in umgekehrter Richtung mit einem AB-Chromosoma, wenn es mit einer Ueberzahl von $P_1$-Chromosomen zusammenkommt.

Die Gründe, welche ZUR STRASSEN veranlaßt haben, an Stelle meiner einfachen Vorstellung diese sehr verwickelte zu setzen, werden im nächsten Kapitel zu erwähnen sein. Die Hauptfrage war für mich die, ob es wirklich unmöglich sein sollte, in dieser Angelegenheit zu einem endgültigen exakten Resultat zu gelangen. Es scheint mir, daß schon der Versuch, die Hypothese ZUR SRTASSENs auf alle früher von mir beschriebenen Dispermiefälle anzuwenden, zu bedenklichen Konsequenzen führen würde. Aber immer dürfte noch wieder eine neue Hilfsannahme zu finden sein, durch die sich seine Grundhypothese halten ließe. So schien es mir aussichtsreicher, anstatt langwierige Erörterungen über größere oder geringere Wahrscheinlichkeiten anzustellen, auf die Beibringung neuer zur Entscheidung der Frage geeigneter Tatsachen auszugehen. In dieser

Absicht unternahm ich, wie oben schon erwähnt, die Zentrifugierungsversuche. Und so sei zunächst betrachtet, was diese für unser Problem Neues lehren.

Wir haben konstatiert, daß ein in der Richtung seiner Achse zentrifugiertes und unter starker Zentrifugalwirkung sich teilendes Ei zwei Blastomeren liefert, die beide in völlig gleicher Weise die Wertigkeit einer normalen Zelle $P_1$ besitzen; eine Zelle von der Wertigkeit AB tritt gar nicht auf. Während diese Tatsache mit meiner Anschauung ohne weiteres in bester Uebereinstimmung steht, indem diese Anschauung ja gerade fordert, daß sich in Zellen von gleichwertigem Protoplasma die Chromosomen gleich verhalten, erhebt sich für die Hypothese ZUR STRASSENs die Frage: was ist aus den AB-Chromosomen geworden?

Zwei Antworten wären hier denkbar. Man könnte sagen: wenn die Spindel durch die Zentrifugalkraft gezwungen wird, sich so im Plasma einzustellen, daß die zur Aequatorialplatte geordneten Chromosomen nach beiden Seiten gleicher Plasmabeschaffenheit gegenüberstehen, dann teilen sie sich nicht, wie sonst, in verschiedenwertige, sondern in gleichwertige Stücke, welche nun beiden Tochterzellen die Qualität $P_1$ verleihen. Dieser Ausweg ist aber nichts anderes als ein Aufgeben der ganzen Hypothese. Denn ob ich sage: die Chromosomen teilen sich unter allen Umständen in gleiche Stücke und die Entscheidung, ob diese gleich bleiben oder verschieden werden, hängt davon ab, ob sie in gleiche oder in verschiedene plasmatische Umgebung gelangen, — oder ob ich sage: je nachdem die zur Aequatorialplatte geordneten Mutterchromosomen beiderseits in gleichartiges oder in verschiedenartiges Protoplasma sehen, teilen sie sich äqual oder differentiell, das ist im Grund das Gleiche. Nur ist die erstere Annahme in jeder Hinsicht so viel einfacher, daß es keinen Sinn hat, die andere weiter in Betracht zu ziehen.

Die zweite Möglichkeit für ZUR STRASSEN ist die folgende. Wenn im axial zentrifugierten Ei die einstellende Wirkung des Plasmas auf die sich differentiell teilenden Chromosomen fehlt, so können sie sich beliebig orientieren; bald stellen sich — wir wollen die Varietät univalens zugrunde legen — beide Chromosomen gleichsinnig ein, bald gegensätzlich. Im ersteren Fall würden die richtig auf die beiden Blastomeren verteilten AB- und $P_1$-Spalthälften das zunächst gleichartige Plasma dieser beiden Zellen ebenso verschieden machen, wie sonst; es würde normale Entwicklung folgen. Im letzteren Fall dagegen, wo jede Tochterzelle ein AB- und ein $P_1$-Chromosoma besitzt, wäre anzunehmen, daß das $P_1$-Chromosoma über das AB-Chromosoma den Sieg davonträgt, so daß beide Blastomeren die Qualität $P_1$ erhalten. Hierbei könnte sich ZUR STRASSEN auf die Tatsache stützen, daß die „Balleier" sich in der Tat in zweierlei Weise entwickeln; es

können aus ihnen sowohl normale Embryonen als die oben beschriebenen, aus zwei Ventralfamilien bestehenden „Ballembryonen“ hervorgehen.

Allein schon an diesem Punkt stößt man auf Schwierigkeiten. Normale Entwicklung von Ballkeimen ist äußerst selten; man kann Hunderte verfolgen, ehe man auf einen normalen stößt [1]). Es könnte also nicht dem Zufall überlassen sein, ob sich die beiden Chromosomen des axial zentrifugierten Eies gleichsinnig oder gegensätzlich einstellen, sondern es müßte ein Mechanismus bestehen, der bewirkt, daß in der ungeheuren Mehrzahl der Fälle die AB-Hälfte des einen Chromosoma gegen diesen Pol, die des anderen gegen den anderen Pol gerichtet ist. Die Verfolgung dieses Gedankengangs stößt auf größte Unwahrscheinlichkeit.

Weiter: Miss HOGUE und ich haben gefunden, daß, wenn man die Eier kurz vor der Teilung, auf einem Stadium, wo die Chromosomen anscheinend schon ihre definitive Position in der Spindel angenommen haben, der Zentrifugalwirkung entrückt, die Spindel sich in die Richtung der Eiachse einstellt und darauf normale Entwicklung folgt. Hier müßte angenommen werden, daß sich noch im letzten Augenblick das falsch orientierte Chromosoma umdrehen kann.

Wir wollen jedoch diese und andere Bedenken beiseite lassen und uns mit der Konstatierung begnügen: wenn überhaupt die spezifische Entwicklung der Balleier auf gegensätzlicher Orientierung der sich differentiell teilenden Chromosomen des befruchteten Eies beruht, so folgt aus den Verhältnissen von Ascaris meg. univalens, daß, beim Vorhandensein gleicher Anzahl von beiden Chromosomenarten in einer primären Blastomere, die $P_1$-Chromosomen ihre Eigenschaften vollkommen rein zur Herrschaft bringen.

Allein wir vermögen aus den Zentrifugalversuchen noch mehr abzuleiten. Unter dem Material, das zu diesen Versuchen diente, fand sich einmal ein Weibchen von bivalens, das von einem univalens-Männchen begattet worden war. Die befruchteten Eier zeigten, wie dies seit HERLAS und ZOJAS Beobachtungen bekannt ist, die zu erwartende Zahl von drei Chromosomen. Unter den in der Zentrifuge geteilten Eiern dieses Weibchens traten, wie sonst, die charakteristischen Ballkeime auf, die sich, soweit ich es verfolgt habe, ausnahmslos in der oben beschriebenen Weise als Doppelventralfamilien entwickelten. Da das Tier auch bivalens-Spermien enthielt, war zunächst die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß gerade alle Ballkeime nicht aus Bastardeiern entstanden waren, sondern vier bivalens-Chromosomen enthielten. Es war deshalb nötig, die Chromosomenzahl älterer Ballkeime zu bestimmen. Zwei solche Keime sind in den Figuren S

1) Wie diese letzteren zu erklären sind, habe ich kürzlich (Festschrift für W. ROUX) erörtert.

und T wiedergegeben. Der erstere präsentiert sich annähernd in der Ansicht von rechts. Man erkennt an der Granulierung den Ball; vor und über ihm liegen Zellen, die als Stomatoblasten zu deuten sind; dann folgt Entoderm und darüber hervorragend vermutlich das rechte Mesoderm; endlich, durch ein kleines Stück Leibeshöhle sehr klar davon geschieden, das aus den Zellen C stammende sekundäre Ektoderm. Hinten unten liegen drei generative Zellen. Zwei, im Ruhestadium befindliche, repräsentieren die Urgeschlechtszellen der einen Keimbahn, die dritte Zelle befindet sich gerade in jener Teilung, durch welche die beiden anderen Urgeschlechtszellen entstehen. Obgleich sich die Chromosomen dieser Zelle teilweise decken, war die Zahl drei mit voller Sicherheit zu konstatieren. Ganz dieselben Verhältnisse bietet der Ballkeim der Fig. T, der sich in mehr ventraler Ansicht darstellt. Auch hier war die Zahl der Chromosomen mit voller Bestimmtheit als drei zu bestimmen. Wir haben es also ohne Zweifel in beiden Fällen mit Bastardkeimen zu tun.

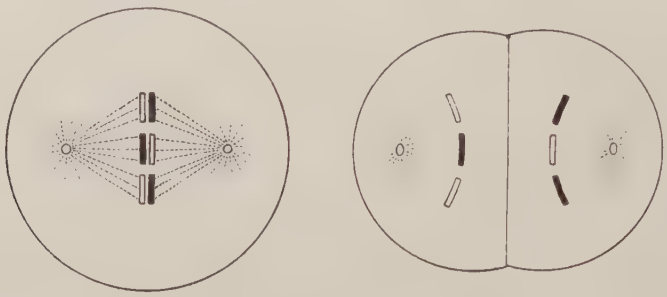
Fig. S.

Fig. T.

Betrachten wir nun diese Fälle von Ballkeimen vom Standpunkte ZUR STRASSENs aus, so sind nach seiner Hypothese zwei Möglichkeiten der Chromosomenstellung gegeben. Entweder sind alle drei Chromosomen des Eies gleichsinnig orientiert, oder, wie es in Fig. U, a (p. 188) gezeichnet ist, zwei kehren ihre AB-Hälfte nach dem einen Pol, während die AB-Hälfte des dritten nach dem anderen Pol gerichtet ist. Eine weitere Möglichkeit gibt es nicht. Den ersten Fall dürfen wir außer Betracht lassen; er würde eben nach ZUR STRASSEN zu normaler Entwicklung führen und darum — außer durch den Besitz des Balles — nicht bemerkbar sein.

Unseren in den Figuren S und T gezeichneten abnormen Ballkeimen dagegen muß nach ZUR STRASSENs Hypothese die zweite mögliche Art der Chromosomenverteilung, die der Fig. U (p. 188), zugrunde liegen. Denn die Eigenschaft $P_1$ kann eine Zelle nur bekommen, wenn sie mindestens ein $P_1$-Chromosoma

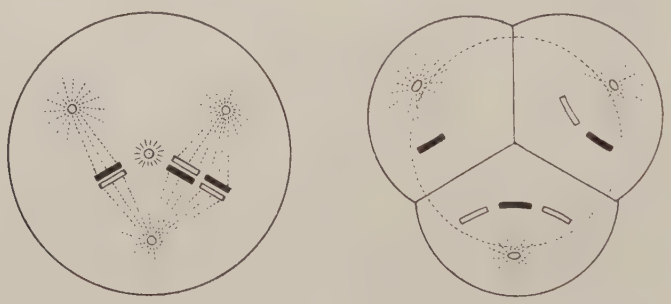
besitzt. Daraus folgt aber (Fig. U, b), daß eine Blastomere, die neben einem $P_1$-Chromosoma zwei AB-Chromosomen enthält, die Qualität $P_1$ annimmt, daß also die $P_1$-Chromosomen gegenüber mindestens der doppelten Anzahl von AB-Chromosomen ihre Qualitäten in der Zelle durchzusetzen vermögen.



a b

Fig. U.

Zu dem gleichen Schluß zwingt auch der oben (p. 149) beschriebene und in Fig. 14 (Taf. 13) abgebildete disperme Keim der Varietät univalens, wo bei der simultanen Vierteilung des Eies eine kernlose Blastomere entstanden war und die drei kernhaltigen Blastomeren alle drei die Wertigkeit $P_1$ darboten. Nach den Kernfortsätzen konnten wir oben feststellen, daß die sechs Tochterchromosomen, die sich im Ei gebildet hatten, in der Weise auf die drei Zellen $P_1$ verteilt worden waren, daß die eine drei erhalten hatte, die andere zwei, die dritte



a b

Fig. V.

eines. Da nun für die drei Zellen zusammen nur drei $P_1$-Chromosomen zur Verfügung stehen und jede Zelle eines davon besitzen muß — denn sonst könnte sie nicht die Qualität $P_1$ aufweisen — so ist nach ZUR STRASSENs Hypothese nur die Chromosomenverteilung der Fig. V, b möglich, die sich aus der Gruppierung der Fig. V, a ableiten läßt. Das heißt: es müssen in derjenigen Zelle $P_1$, welche drei Chromosomen enthält, neben einem $P_1$-Chromosoma zwei AB-Chromo-

somen vorhanden sein, was abermals zu dem Schluß führt, daß die $P_1$-Chromosomen auch neben der doppelten Zahl von AB-Chromosomen den Sieg davontragen.

Diese nicht zu umgehende Konsequenz der ZUR STRASSENschen Hypothese ist aber — und damit gelangen wir zu dem entscheidenden Punkt — unvereinbar mit dem Verhalten der von mir beobachteten dispermen Keime des Typus I. Ich habe oben zwei Keime dieser Art besprochen (Fig. 1 und 2, Taf. 11), für deren Keimbahn ich aus der Beschaffenheit der ruhenden Kerne die Chromosomenzahl zwei ermittelt habe. Für den Embryo der Fig. 2 könnte man dies bezweifeln, für den der Fig. 1 glaube ich es, auf Grund meiner ausgedehnten Erfahrungen über die Blastomerenkerne von Ascaris, als sicher bezeichnen zu dürfen. Allein ich möchte hier, wo es sich um die Entscheidung über die Zulässigkeit einer Theorie handelt, auch mit diesem Fall nicht argumentieren, beschränke mich vielmehr auf den dispermen Embryo der Fig. 3, in dessen einer Keimbahn vier Chromosomen direkt zu zählen sind.

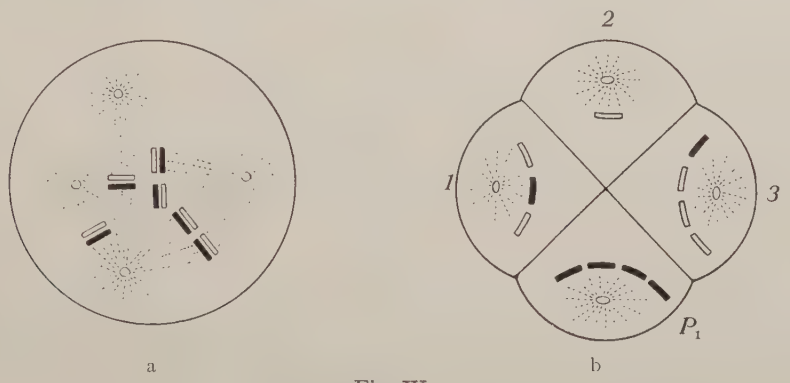



Fig. W.

Selbst dieser Fall mit vier Urchromosomen ist mit der soeben gezogenen Konsequenz der ZUR STRASSENschen Annahmen, daß ein $P_1$-Chromosoma seine Qualität gegenüber zwei AB-Chromosomen durchzusetzen vermag, nicht zu vereinigen. Denn selbst, wenn wir die für die Hypothese ZUR STRASSENs günstigste Annahme machen, daß alle vier Chromosomen der Keimbahn in dem Embryo der Fig. 3 $P_1$-Chromosomen sind, muß noch eine zweite Zelle existieren, in welcher neben einem $P_1$-Chromosoma nicht mehr als zwei AB-Chromosomen vorhanden sind, wie nebenstehendes Schema (Fig. W, a und b) beweist. Wir geben, um im Sinne ZUR STRASSENs die drei AB-Zellen möglichst zu entlasten, der Zelle $P_1$ (Fig. W. b) vier $P_1$-Chromosomen; es sind also noch zwei übrig. Die günstigste Annahme für ZUR STRASSEN ist die, daß diese beiden auf zwei Zellen verteilt sind, damit sie, was ja für ihn zur Erklärung des Falles notwendig ist, von den AB-Chromosomen überwunden werden können. Wir denken uns

also das eine noch übrige $P_1$-Chromosoma in der Zelle 1, das andere in der Zelle 3. Bei den AB-Chromosomen ist die günstigste Annahme für ZUR STRASSEN die, daß die Zelle 2, welche kein $P_1$-Chromosoma besitzt, nur ein einziges AB-Chromosoma erhält, damit möglichst viele, nämlich fünf, für die Zellen 1 und 3 übrig bleiben. Und wenn wir nun auch diese noch so günstig wie möglich verteilen, so erhält die eine der beiden Zellen zwei, die andere drei. Eine vierpolige Mitose, aus der eine solche Verteilung hervorgehen könnte, ist in Fig. W, a gezeichnet. Allein, obgleich nun hier in jeder Hinsicht die für die Hypothese ZUR STRASSENS vorteilhaftesten Annahmen gemacht worden sind, zeigt sich, daß außer der einen $P_1$-Blastomere jedenfalls noch eine zweite Zelle existieren muß, welche neben einem $P_1$-Chromosoma nicht mehr als zwei AB-Chromosomen enthält. Eine solche Zelle aber müßte, nach unseren vorigen Feststellungen, gleichfalls die Qualität $P_1$ besitzen.

Generell läßt sich dies dahin formulieren, daß in allen dispermen Embryonen von bivalens neben einer Keimbahn, die nicht mehr als vier Chromosomen besitzt, notwendig noch eine zweite Keimbahn existieren muß; oder anders ausgedrückt: daß es unter der genannten Voraussetzung disperme Eier mit nur einer Keimbahn nicht geben kann. Und da sie doch vorkommen und jedenfalls alle von mir beobachteten in ihrer einzigen Keimbahn nicht mehr als vier Chromosomen, ja die Mehrzahl nach allen Merkmalen sogar weniger enthalten, so muß die Hypothese ZUR STRASSENS unrichtig sein.

Es ist damit, wie ich glaube, die Theorie einer qualitativ-ungleichen Chromosomenteilung[1]) aus ihrer letzten und stärksten Position definitiv verdrängt. Wenn bei Ascaris, wo die Schwesterchromosomen in ihren weiteren Schicksalen nachweislich verschieden sind, die Annahme qualitativ-ungleicher Chromosomenteilung nicht nur unnötig, sondern unzulässig ist, so dürfte es kaum noch einen Fall geben, wo sie berechtigt wäre.

Die Anschauung aber, welche WEISMANN und ROUX zur Theorie der differentiellen Chromosomenteilung geführt hat, daß nämlich die in der Ontogenese sich entwickelnde Mannigfaltigkeit im Chromatin des Eies vorgebildet sei und durch Differenzierung des Chromatins auf die einzelnen Zellenkomplexe auseinandergelegt werde, braucht deshalb keineswegs verlassen zu werden. Gerade die Ascaris-Ontogenese ist hier lehrreich. Wenn auch zunächst das differente Protoplasma es ist, welches in den P-Zellen die Urchromosomen weiter bestehen läßt, in den übrigen sie zu somatischen Chromosomen umformt, so wird man die hiermit hervorgebrachte Verschiedenheit des Chromatins doch gewiß

1) Etwas anderes ist qualitativ-ungleiche Kernteilung, die in gewissen Fällen wirklich vorkommt. Vgl. BOVERI, Ergebnisse über die Konstitution etc. 1904 a.

nicht als einen gleichgültigen Nebeneffekt bei einer rein im Protoplasma selbst vorgezeichneten ontogenetischen Zelldifferenzierung ansehen; vielmehr darf fast mit Bestimmtheit angenommen werden, daß nun wieder rückwirkend das verschiedene Chromatin es ist, welches die einen Zellen zu Somazellen, die anderen zu Fortpflanzungszellen stempelt.

So scheint mir der Fall von Ascaris ein einfachstes Paradigma dafür darzustellen, wie die Wechselwirkung von Protoplasma und Kern in der Ontogenese zu denken ist und auf welche Weise aus der äußerst geringen Ungleichartigkeit des Eiprotoplasmas, durch Auslösungswirkungen auf den Kern und Rückwirkungen vom Kern auf das Protoplasma, die schließlich so gewaltigen Verschiedenheiten der entstehenden Zellen hervorgehen können.

## VI. Ueber die Wertigkeit der primären Blastomeren und ihre Determinierung.

Alle im speziellen Teil beschriebenen abnormen Klüftungsarten, wie sie durch Dispermie und bestimmt gerichtetes Zentrifugieren hervorgerufen werden, haben das Eine gemein, daß der erste Teilungsschritt, gleichgültig, in welcher Richtung und in wie viele Stücke das Ei zerlegt wird, nur Blastomeren von zweierlei Art liefert, nämlich von der Qualität AB oder $P_1$, d. h. Zellen von der nämlichen Wertigkeit, wie sie durch die erste Teilung des normalen Eies gebildet werden. Das Mengenverhältnis aber, in welchem unter abnormen Bedingungen diese beiden Blastomeren-Arten entstehen, ist sehr variabel. Es können aus der simultanen Vierteilung dispermer Eier hervorgehen:

drei Zellen $P_1$ und eine Zelle AB,
zwei Zellen $P_1$ und zwei Zellen AB,
eine Zelle $P_1$ und drei Zellen AB.

Den äußersten Fall in der Dominanz der Qualität $P_1$ liefern die Balleier. Hier entstehen durch die erste Teilung

zwei Zellen $P_1$, keine Zelle AB.

Auf die Masse des Eies bezogen, können also in dem einen äußersten Fall (Dispermietypus I) etwa $^3/_4$ des Eies zu AB werden, $^1/_4$ zu $P_1$, während im anderen extremen Fall (Balleier) das ganze Ei zu $P_1$ wird und die Qualität AB gar nicht zum Vorschein kommt.

Eine vergleichende Betrachtung der Tafelfiguren mit Berücksichtigung der farbigen Töne, von denen Gelb überall die Zellen AB und ihre Abkömmlinge bezeichnet, wogegen die Zellen der Ventralfamilien durch Blau, Weiß und Rot ausgezeichnet sind, läßt die außerordentliche Labilität des Eiplasmas in bezug auf

die Schicksale der einzelnen Eiregionen besonders klar hervortreten. Man vergleiche z. B. Fig. 2m (Taf. 11) mit Fig. 36 (Taf. 16).

Ehe ich auf die Bedeutung dieser Befunde eingehe, habe ich nun noch auf die im speziellen Teil erwähnten Fälle zurückzukommen, bei denen die Vierteilung dispermer Eier sich nicht rein vollzogen hatte, sondern zwei, unter Umständen sogar drei der in Bildung begriffenen Zellen nachträglich wieder zusammengeflossen waren, so daß neben typischen einwertigen Zellen zwei- oder gar dreiwertige entstanden, die sich in der Folge auch durch die Polzahl ihrer Teilungsfiguren als solche zu erkennen gaben (vgl. Fig. 3, 5, 9 und 10). Es könnte fraglich sein, ob auch solchen mehrwertigen Blastomeren die Qualitäten AB oder $P_1$ zukommen; man könnte denken, daß wenn zwei Zellen wieder zusammenfließen, von denen ohne dieses Ereignis die eine sich als AB, die andere als $P_1$ entwickelt hätte, eine Mischqualität entstehen werde. Soweit meine Erfahrungen reichen, ist dies jedoch nicht der Fall; alle Fälle lassen die Deutung zu, daß die mehrwertigen Zellen, wie die einwertigen, entweder die Wertigkeit $P_1$ oder AB besitzen. Sehr einfach liegen die Verhältnisse bezüglich der Qualität AB; in diese Kategorie gehören alle oben genannten und abgebildeten Fälle. Wie wir gesehen haben, liefern die doppelwertigen Zellen der besprochenen Keime früher oder später einwertige Zellen, welche sich hinsichtlich der Diminution und der Beteiligung am Aufbau des primären Ektoderms gerade so verhalten, wie die Abkömmlinge einer typischen Zelle AB. Nicht so sicher ist die andere Alternative zu beweisen, daß gewisse doppelwertige Zellen die Qualität $P_1$ besitzen. Fragt man sich, was von der Weiterentwicklung einer doppelwertigen Zelle dieser Art zu erwarten ist, so gilt für sie aller Wahrscheinlichkeit nach das Gleiche wie für ein dispermes Ei selbst. Wie aus einem solchen Ei zwar stets nur Zellen AB oder $P_1$ entstehen, aber je nach der Orientierung der vierpoligen Figur in verschiedener Zahl, so wird man bei simultaner Vierteilung einer Zelle $P_1$ immer nur Zellen von der Wertigkeit $P_2$ und EMSt erwarten müssen, aber gleichfalls bald mehr von dieser, bald mehr von jener Kategorie. Diese Zellen aber als solche zu diagnostizieren, dürfte bei den verwickelten Raumverhältnissen, unter denen sich die fragliche Zellfamilie befindet, kaum möglich sein. Nur das Eine ist zu fordern, daß alle vier durch simultane Teilung einer Zelle $P_1$ entstandenen Zellen zunächst Urkerne besitzen, wie die normalen Zellen $P_2$ und EMSt, und daß bei ihrer Teilung zum Teil Zellen entstehen, die den ursprünglichen Kernbestand beibehalten ($P_3$ und C) und solche, die die Diminution erfahren (E und MSt). Dies trifft auf die von mir beobachteten Fälle in der Tat zu. Unter den zentrifugierten Eiern, bei denen disperme Keime mit drei Ventralfamilien auftraten (Typus der Fig. 11, Taf. 13), fand ich zwei Keime, bei denen zwei der vier Blastomeren nachträglich zusammengeflossen waren. Von den nun vorhandenen

drei Zellen entwickelte sich die eine einwertige klar als AB, die zweite ebenso klar als $P_1$; die zweiwertige Zelle lieferte simultan vier tetraëdrisch angeordnete Tochterzellen. Der eine Keim wurde auf diesem Stadium abgetötet; die vier fraglichen Zellen zeigten Urkerne, wie es für Zellen von der Wertigkeit $P_2$ und EMSt zu postulieren ist. Bei dem anderen Keim wurde noch die nächste Teilung abgewartet; es teilten sich zwei von den vier uns interessierenden Zellen mit Urchromosomen, die beiden anderen mit Diminution.

So glaube ich, daß der Satz: die aus dem Ei durch simultane Teilung entstehenden Blastomeren besitzen entweder die Qualität AB oder die Qualität $P_1$, auch für die unter Umständen sich bildenden mehrwertigen Zellen Geltung besitzt.

Daß das in diesem Satz formulierte merkwürdige Verhalten für andere Eier nicht konstatiert worden ist, liegt wahrscheinlich weniger an einem wirklichen Unterschied, als vielmehr daran, daß simultane Mehrteilung von Eiern noch kaum in Rücksicht auf die Potenzen der Blastomeren studiert worden ist. Die einzigen Eier, worüber Beobachtungen vorliegen, sind diejenigen der Seeigel, und diese liefern nun in der Tat zu dem Verhalten von Ascaris eine interessante Parallele. Wenn wir unsere Erfahrung auf die einfache Formel bringen: die primären Blastomeren von Ascaris, mögen es zwei, drei oder vier sein, haben stets den Wert normaler $^1/_2$-Blastomeren, so gilt dieser Satz auch für das Seeigelei, allerdings unter der Voraussetzung, daß die Teilungspole, welche zu den Zentren dieser Blastomeren werden, in die karyokinetische Ebene des Eies (vgl. DRIESCH 1892, MORGAN 1895, BOVERI 1901, 1907) fallen. Ob unter dieser Voraussetzung zwei, drei oder vier Zentren vorhanden sind und also zwei, drei oder vier Blastomeren entstehen: stets zeigen diese die Eigenschaften von „$^1/_2$-Blastomeren", d. h. die primäre Blastomere des Simultan-Dreiers oder Simultan-Vierers erfährt die nämliche weitere Furchung mit Bildung von je zwei Mikromeren, zwei Makromeren und vier Mesomeren, wie die normale $^1/_2$-Blastomere. Daß also diese letztere sich in bestimmter Weise „halb" furcht, hat nicht darin seinen Grund, daß diejenige Hälfte des Eies, aus der sie entstanden ist, eine bestimmte „Halb"-Struktur besitzt, in welcher diese Furchungsart vorgezeichnet ist; denn, wie wir sehen, verhält sich ein zur primären Blastomere gewordenes Drittel oder Viertel genau ebenso. Es hat deshalb, nebenbei bemerkt, auch keinen Sinn, in der Halbfurchung einer $^1/_2$-Blastomere eine mangelnde „Regulation zum Ganzen" zu erblicken, wie dies üblich ist.

Die vorstehende Betrachtung führt zu dem wichtigen Begriff des Teilungsschrittes als eines determinierenden Faktors. Schon vor langer Zeit (1886) habe ich für die Oo- und Spermatogenese einen „Zellen-Generationswechsel" postuliert und darüber damals in betreff der Spermatogenese Folgendes

geäußert: „An jede (Zell-)Teilung ist ein gewisses Quantum von Veränderung geknüpft, so daß jede folgende (Zell-)Generation dem zu erreichenden Ziel, dem Spermatozoon, wieder um einen Schritt näher gerückt ist. Daß diese Veränderungen gerade an die Teilung geknüpft sein müssen, läßt sich leicht einsehen; denn würden sie schon früher sich ausbilden, würde also z. B. die Spermamutterzelle schon vor der Teilung die Eigenschaften des Spermatozoons annehmen, dann wäre sie eben ein Spermatozoon und würde sich nicht mehr teilen. Solche mit der Zellteilung einhergehende Veränderungen müssen auch in vielen anderen Fällen (Embryonalentwicklung) angenommen werden; . . ."

Was in diesem letzten Satz nur theoretisch erschlossen worden war, ist durch die oben besprochenen Tatsachen bewiesen [1]). Sowohl die Verhältnisse beim Ascaris- wie beim Seeigel-Ei nötigen zu der Annahme, daß mit der Teilung des Eies ein bestimmtes Maß von Veränderung verknüpft ist, so daß sich die Tochterzellen von der Mutterzelle in bestimmter Weise unterscheiden, wobei die letzteren unter sich gleich sein können (Seeigel) oder von zweierlei Qualität (Ascaris).

Es ist, wenn auch sonst bedeutungsvoll, doch für die Zulässigkeit unserer Parallelisierung irrelevant, daß die Bildung von mehr als zwei „½-Blastomeren" aus einem Ei bei Ascaris für die weitere Entwicklung verhängnisvoll wird, bei den Echiniden dagegen an sich keine Schädigung mit sich führt [2]). Die Echiniden-Blastomere und die Ascaris-Blastomere sind eben hinsichtlich ihrer prospektiven Potenz von ganz verschiedener Wertigkeit. Die Echiniden-Furchung ist, wie ich früher schon hervorgehoben habe (Boveri und Stevens 1904) im wesentlichen nur Zerlegung des Eimaterials. Falls nur die einzelnen Teile in ungefähr der gleichen Anordnung, die sie im Ei innehatten, auf die entstehende Zellenblase übertragen werden, erfolgt normale Weiterentwicklung; die Reihenfolge der Richtungen, in denen die Zerlegung geschieht, ist, wie Driesch zuerst gezeigt hat, gleichgültig. Die verschiedene Wertigkeit, die eine primäre Blastomere je nach der Eiregion, aus der sie stammt, besitzt, ist nur von Bedeutung für die nächsten Furchungsschritte; für die weitere Entwicklung wird sie dadurch gleichgültig, daß eine solche Zelle, ohne eine selbständige Rolle zu spielen, nur einen Durchgangspunkt darstellt, wobei die Eizonen, die sie bei ihrer Bildung überkommen hat, in ihr in gleicher Lage erhalten bleiben, so daß durch die weiteren Teilungen ein stets in gleicher Weise geordneter Zellenkomplex entsteht.

Man könnte fast versucht sein, zu sagen: beim Seeigelei beginnt die „Entwicklung" erst nach dem Blastulastadium, mit der Mesenchymbildung und Gastru-

1) Wichtig für diesen Gegenstand sind auch die neueren Erfahrungen über die Konstanz histologischer Elemente, um die sich speziell Goldschmidt (1903, 1908) und Martini (1908, 1909) bemüht haben.

2) Vgl. Boveri 1907.

lation. Jetzt erst zeigt es sich, ob die Materialien des Keimes so beschaffen und so geordnet sind, daß ein normaler Embryo entstehen kann.

Bei Ascaris dagegen beginnt die Entwicklung, d. h. die Differenzierung in bestimmte Organanlagen, schon mit dem ersten Furchungsschritt; jede Zelle hat einen bestimmten nicht veränderbaren organbildenden Wert, und deshalb sind hier Abweichungen, wie sie durch mehrfaches Auftreten der normalen Zellen AB und $P_1$ hervorgerufen werden, irreparabel [1]).

Es fragt sich, ob das, was oben als determinierende Wirkung des Teilungsschrittes charakterisiert worden ist, nicht noch weiterer Analyse zugänglich ist. Eine Erfahrung an Seeigel-Eiern eröffnet hierfür eine gewisse Aussicht. Ich habe für die durch Schütteln hervorgebrachten „Monaster-Eier" gezeigt und kürzlich (1910) durch Abbildungen illustriert, daß diese Eier, welche zunächst einen oder zwei karyokinetische Zyklen durchmachen, ohne sich zu teilen, sich dann unter Umständen genau so furchen, wie eine normale $^1/_4$-Blastomere. Es müssen hier also die Veränderungen, die sonst an die zwei ersten Teilungsschritte geknüpft sind, im ungeteilten Ei abgelaufen sein, und nicht die „Teilung" selbst wäre also das Essentielle, sondern nur ein für gewöhnlich mit ihr fest verbundener Prozeß, den wir einstweilen nicht anzugeben vermögen.

Die Tatsache, daß das Ei von Ascaris, je nach der Art und Orientierung der in ihm auftretenden Teilungsfigur, einerseits zu drei Vierteln in Zellen von der Qualität AB, andererseits vollständig in Zellen von der Qualität $P_1$ zerfallen kann, schließt jede Annahme organbildender Keimbezirke ohne weiteres aus. Zu diesem Ergebnis ist bereits ZUR STRASSEN (1906) auf Grund seiner Befunde an den Rieseneiern gelangt. Bekanntlich hatte dieser Forscher schon früher (1898) festgestellt, daß disperme Doppeleier unter Umständen eine richtige Zwillingsfurchung erfahren. Es tritt ein Doppel-**T**-Stadium auf, wobei aber, zum Unterschied von den dispermen Einfacheiern des Typus II, die beiden Konstituenten nie parallel nebeneinander liegen, sondern entweder mit den Querbalken der beiden **T** oder mit deren Längsenden zusammenhängen. Es handelt sich hier offenbar um Fälle, wo sich die beiden verschmolzenen Eier entweder mit ihren animalen oder vegetativen Polen vereinigt und beide ihre Polarität bewahrt hatten, und wo infolge der länglichen Gestalt des Verschmelzungsprodukts jeder Konstituent seine eigene erste Furchungsspindel — beide in der Längsachse des ellipsoiden Gebildes stehend — zur Ausbildung brachte. Diese Fälle lehren noch nichts Neues. Nun hat aber ZUR STRASSEN (1906) derartige Keime beschrieben, bei denen sich die beiden ersten Furchungsspindeln nicht gleichmäßig in das

1) Vgl. hierzu auch die Erörterungen in BOVERI und STEVENS (1904).

Doppelei geteilt hatten, vielmehr durch die simultane Vierteilung ein großes und ein kleines Zellenpaar entstanden war. Einen solchen Fall hat ZUR STRASSEN in seiner Fig. YYYY (p. 289) abgebildet. Die beiden Zellenpaare haben sich völlig voneinander getrennt; der größere Keim ist auf dem Vierzellenstadium stehen geblieben, der kleinere aber — und darin liegt die Bedeutung des Befundes — hat ein typisches achtzelliges Stadium erreicht, von nur höchstens halber Normalgröße.

Ein Gegenstück hierzu bilden die von ZUR STRASSEN beobachteten, leider nicht eingehender beschriebenen Dreifachzwillinge. Darunter versteht er Keime, die aus drei Eiern verschmolzen sind, aber nur zwei Spermien in sich aufgenommen haben. Diese doppelbefruchteten Dreifacheier können nach ZUR STRASSEN die gleiche oben erwähnte Zwillingsfurchung erleiden, wie er sie für die doppelbefruchteten Doppeleier konstatiert hat; und wenn nun hier auf dem Doppel-**T**-Stadium beide **T**-Figuren gleich groß sind, so muß jedes Zellenpaar günstigsten Falles aus ein und einem halben Ei entstanden sein.

ZUR STRASSEN schließt aus diesen Tatsachen (p. 289), daß die plasmatische Organisation der aus einem solchen Riesengebilde hervorgehenden Einzelkeime nicht auf eine plasmatische Organisation der verschmolzenen Eier bezogen werden kann, sondern daß sie, spätestens wenn die Größe der beiderseitigen Individuen entschieden ist, in irgendeiner Weise neu begründet werden muß.

Ich komme auf diese Formulierung unten zurück. Jedenfalls stimmen ZUR STRASSENs Ergebnisse insofern mit den meinigen überein, als auch in seinen Fällen aus der ersten Teilung des Eies unter allen Umständen Blastomeren hervorzugehen scheinen, die entweder die Qualität AB oder $P_1$ besitzen. Völlig einwandsfrei bewiesen dürfte dies allerdings für die ZUR STRASSENschen Fälle nicht sein. Denn weder der einzige von ihm beschriebene Dreifachzwilling ist in dieser Hinsicht über jeden Zweifel erhaben, noch auch ist es ohne weiteres selbstverständlich, daß, wenn bei dem Doppelkeim der Fig. YYYY der kleinere, anscheinend auf weniger als ein ganzes Ei zu beziehende Keim normal ist, dies auch für den zu früh abgestorbenen größeren gilt, der auf mehr als ein Ei zu beziehen wäre. Man braucht ja nur darauf hinzuweisen, daß, wenn man zwei Seeigel-Eier mit ihren vegetativen Polen zur Verschmelzung bringen und dann das so entstandene Gebilde im Verhältnis von 1 : 2 parallel zur Verschmelzungsfläche zerlegen würde, zwar das kleinere Stück einen normalen Embryo liefern würde, für das größere dies aber sehr unwahrscheinlich ist (vgl. BOVERI, 1901).

Aber diese Bedenken würden nur dann ins Gewicht fallen, wenn die Ergebnisse, die ZUR STRASSEN aus seinen Beobachtungen abgeleitet hat, mit anderen, besser fundierten in Widerspruch ständen. Da sie mit den meinigen harmonieren, wird man die Zweifel fallen lassen dürfen.

Indem nun diese Befunde, wie oben schon erwähnt, ZUR STRASSEN zu dem Schluß führten, daß in diesen Fällen die plasmatische Organisation des Keimes beim Beginn der Furchung neu begründet wird, fand er sich der Frage gegenüber, wie diese Determinierung bewirkt werde. Und hier kam er auf die, angesichts seiner Beobachtungen vielleicht am nächsten liegende Hypothese, daß der erste Furchungskern diese Neuorganisation bewirke. Sind zwei Eier mit gleichnamigen Polen zu einem längsellipsoiden Körper verschmolzen und stellen sich die beiden Furchungsspindeln in dieser Längsrichtung hintereinander, aber nicht symmetrisch, sondern beide gegen das eine Ende verschoben, so daß die erste Teilung ein kleines und ein großes Zellenpaar liefert, die beide die Wertigkeit AB—$P_1$ besitzen, so wird dies nach ZUR STRASSEN dadurch bewirkt, daß jede der beiden in irgendeiner Weise als heteropol zu denkenden Furchungsspindeln dem Protoplasma auf der einen Seite ihres Aequators die Qualität AB, auf der anderen die Qualität $P_1$ verleiht. Die ursprüngliche Polarität der beiden verschmolzenen Eiplasmen würde lediglich bewirken, daß die Spindeln ihre AB-Seite hier-, ihre $P_1$-Seite dorthin wenden. Die für die Folge maßgebende plasmatische Organisation aber wäre dann ausschließlich ein Werk des organisierenden Kerns.

Diese Hypothese ist uns in ihrer spezielleren Ausgestaltung, wonach die nach zwei Seiten verschiedene Wirkung des Kerns in differentieller Chromosomenteilung ihren Grund haben sollte, bereits im vorigen Kapitel begegnet, wo wir diese Spezialannahme als unhaltbar erkannt haben. Allein damit ist die Grundhypothese nicht widerlegt. Es wäre denkbar, daß die erste Furchungsspindel in irgendeiner anderen Weise eine nach beiden Seiten verschieden organisierende Wirkung auf das Plasma ausübt. Wir stehen also vor der Aufgabe, die Hypothese mit allen nunmehr bekannten Tatsachen zusammenzuhalten.

Ich beginne mit den an den zentrifugierten Eiern ermittelten Tatsachen. Es sei hier zunächst das unscheinbare Faktum betrachtet, daß sich Eier, deren Teilung unter starker Zentrifugalwirkung vor sich gegangen ist, mit Ausnahme der axial zentrifugierten (Balleier), normal entwickeln. Da sich solche Eier mit ihrer Achse in jedem beliebigen Winkel zur Zentrifugalkraft befinden, ihre Teilungsachse aber infolge der starken Zentrifugalwirkung bei fast allen auf der Richtung der Zentrifugalkraft senkrecht steht, muß hier das Eiplasma in der verschiedensten Weise auf die beiden primären Blastomeren verteilt werden. Es führt also jede beliebige Verteilung der einzelnen Eizonen, mit Ausnahme vollkommen gleicher Verteilung (Ballkeime), zu normaler Entwicklung.

Diese Tatsache bietet der Hypothese ZUR STRASSENs keine Schwierigkeiten.

Wie eben die Spindel sich einstellt, so bestimmt sie die eine Hälfte des Eies zu AB, die andere zu $P_1$. Und wenn sich, bei Sistierung des Zentrifugierens kurz vor der Teilung, die Spindel noch nachträglich in die alte Eiachse einstellt und gleichfalls normale Entwicklung folgt, so wäre eben anzunehmen, daß die Spindel erst sehr spät, vielleicht erst während der Teilung, jene determinierende Wirkung entfaltet.

Wendet man aber nun diese Betrachtungsweise auf die Balleier an, so versagt die Hypothese. Denn wenn die Differenz der Blastomeren AB und $P_1$ durch die Heteropolie der Spindel bewirkt wird, dann müßte auch bei einer zur Eiachse senkrechten Spindelstellung eine Blastomere AB und eine $P_1$ entstehen und nicht, wie wir es tatsächlich finden, zwei identische Blatomeren $P_1$. Man könnte hier vielleicht wieder das Eiplasma zu Hilfe rufen und sagen: wenn die Spindel gezwungen ist, bis zum Schluß in einer zur Eiachse senkrechten Ebene zu verharren, so bildet sie ihre differenzierende Heteropolie nicht aus; erst wenn sie sich so drehen kann, daß jeder ihrer beiden Pole in eine andere Eizone fällt, kann sie diese Heteropolie gewinnen.

Dieser Ausweg läßt aber nicht verstehen, warum bei der ersteren Spindelstellung zwei Blastomeren entstehen, die genau die Qualität $P_1$ besitzen, eine Qualität, die ja nach ZUR STRASSEN gerade erst auf Grund der organisierenden Wirkung des heteropolen Kerns in der einen Hälfte des Plasmas erzeugt werden soll. Aber abgesehen davon, hätte eine solche Anschauung gar keinen Vorzug vor der viel einfacheren, daß der Kern (die Spindel) mit der Determinierung gar nichts zu tun hat, diese vielmehr eine protoplasmatische Angelegenheit ist, in der Weise, daß, wenn die beiden Blastomeren in ihrer plasmatischen Zusammensetzung verschieden ausfallen, sei es auch nur um ein Geringes, diese Differenz genügt, um den Gegensatz von AB und $P_1$ hervorzurufen; fallen sie dagegen — bei axial gerichteter Zentrifugalkraft — genau gleich aus, so erhält jede die Qualität $P_1$.

Mit einer solchen Vorstellung stehen auch die bei der Dispermie gewonnenen Tatsachen gut in Einklang, während sie der Annahme einer differenzierenden Wirkung der Spindel gleichfalls kaum überwindliche Schwierigkeiten bereiten. Im vorigen Kapitel habe ich dargelegt, wie die an den verschiedenen dispermen Keimen ermittelten Chromatinverhältnisse, im Zusammenhang mit denen an den zentrifugierten Eiern, die Spezialvorstellung einer differenzierenden Wirkung der „Spindel“ auf Grund qualitativ-ungleicher Chromosomenteilung ausschließen. Es ist nun leicht ersichtlich, daß die „Spindel“ als Ganzes die bei den Dispermiefällen konstatierten Potenzen der primären Blastomeren erst recht nicht zu erklären vermag; ja ich glaube, daß eben diese Einsicht es war, die ZUR STRASSEN dazu geführt hat, eine Erklärung durch differentielle Chromo-

somenteilung zu versuchen. Denn wie soll man die für die zweipolige Teilungsfigur leicht vorstellbare Zweiseitigkeit auf die vierpolige Figur übertragen? Man könnte sich in diese Figur zwei „Primärspindeln" hineindenken, die je einer gewöhnlichen zweipoligen ersten Furchungsspindel entsprächen und zwischen deren Polen „sekundäre" Spindeln entwickelt wären, die für die Determinierung bedeutungslos sind. Bei dieser Annahme müßten aber aus jedem dispermen Ei zwei Zellen AB und zwei Zellen $P_1$ entstehen; die Typen 3 AB + 1 $P_1$ und 3 $P_1$ + 1 AB blieben unerklärt, und ich sehe überhaupt keine Möglichkeit, diese verschiedenen Typen mit irgendeiner Vorstellung über determinierende Wirkung der Spindel in Einklang zu bringen.

Legt man dagegen die Vorstellung zugrunde, daß es plasmatische Differenzen einfachster Art sind, welche die entstehenden Zellen zu ihrer Rolle determinieren, so lassen sich, wie ich schon im vorigen Kapitel (p. 179—182) dargelegt habe, die drei Typen dispermer Furchung leicht einheitlich erklären.

Ehe wir nun die Frage untersuchen, ob nicht auch ZUR STRASSENs Befunde sich einer solchen Anschauung unterordnen lassen, sei noch etwas genauer präzisiert, wie sich eine unseren Bedürfnissen genügende Plasmaorganisation etwa denken lasse.

Zwei Hauptmöglichkeiten bieten sich hier dar, nämlich, daß die Differenz, welche zu dem Gegensatz AB - $P_1$ führt, entweder in etwas Relativem oder in etwas Absolutem besteht.

Die letztere Alternative ließe sich so denken, daß der „animale" Pol des Eies dadurch bedingt sei, daß hier eine Kalotte einer besonderen Substanz — sie heiße *An* — liegt, die im übrigen Plasma, das als *Ve* bezeichnet sei, fehlt. Die Entscheidung, ob $P_1$ oder AB entsteht, richtet sich danach, in welchem Mengenverhältnis in einer primären Blastomere die beiden Plasmaarten *An* und *Ve* vorkommen. Ist die Proportion die gleiche, wie im ungeteilten Ei oder überwiegt *Ve*, so entsteht die Qualität $P_1$; ist *An* gegenüber *Ve* proportional stärker vertreten als im Ei, so entsteht AB. Mit dieser Annahme lassen sich alle von mir beobachteten Tatsachen einheitlich erklären, wie die Schemata der Fig. X (p. 200) erläutern, in denen, wie in Fig. Y (p. 202), die runden Kerne Zellen AB, die mit vier Aussackungen versehenen Kerne Zellen $P_1$ bezeichnen.

Die normale Teilung des Eies im Aequator (Fig. X, a) bringt die ganze Substanz *An* in die obere Blastomere; diese wird zu AB, die untere zu $P_1$. Teilung des Eies in einem Meridian (Fig. X, b, Balleier) erteilt beiden Blastomeren die im Ei gegebene Proportion von *An* und *Ve*; beide Blastomeren werden zu $P_1$. Die durch Zentrifugalwirkung erzwungene schiefe Teilung (Fig. X, c) muß nach unserer Annahme stets eine Zelle AB und eine $P_1$ ergeben, wie die

normale Furchung. Ein dispermes Ei, das nach Art der Fig. X, d in vier Zellen zerlegt wird, liefert zwei Zellen AB und zwei $P_1$ (Typus II); eines, bei dem, wie in Fig. X, e drei Zellen in ungefähr gleicher Weise am animalen Pol partizipieren,

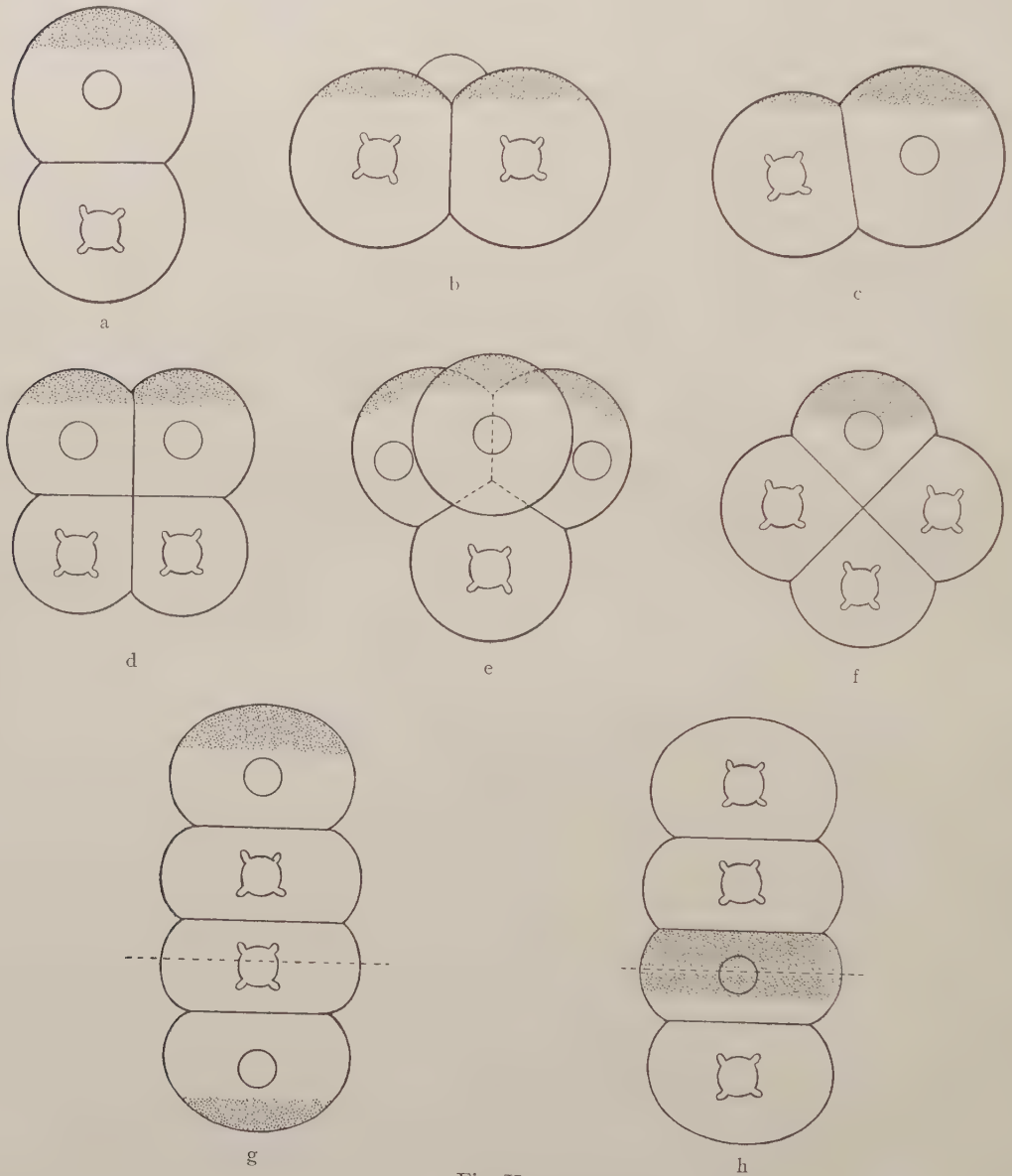



Fig. X.

ergibt 3 AB und 1 $P_1$ (Typus I), die umgekehrte Zellgruppierung liefert 1 AB und 3 $P_1$ (Typus III). Die durch Fig. X, f dargestellte Teilungsart eines dispermen Eies, entsprechend dem auf Tafel 14 und 15 abgebildeten Keim, muß nach

unserer Annahme gleichfalls einer Zelle AB und drei Zellen $P_1$ Entstehung geben. Endlich folgt aus unserer Annahme ohne weiteres, daß auch die bei Dispermie manchmal auftretenden doppelwertigen Zellen (vgl. oben p. 193) entweder die Qualität $P_1$ oder AB besitzen müssen.

Will man sich eine einfache mechanische Analogie zu dem hier vorausgesetzten Verhalten des Eies bilden, so kann dies in folgender Weise geschehen. Wir imitieren die erste Teilung des Eies durch Zerschneiden einer in Wasser gelegenen Kugel, wobei der Gegensatz zwischen AB und $P_1$ dadurch repräsentiert sein soll, daß von den durch den Schnitt gelieferten Teilstücken die einen, die AB darstellen, leichter sind als Wasser und also aufsteigen, die anderen ($P_1$) schwerer und also sinken. Denken wir uns, den beiden hypothetisch angenommenen Plasmaarten *An* und *Ve* entsprechend, die Kugel aus zweierlei Substanz bestehend, derart, daß die eine (*An*) leichter, die andere (*Ve*) schwerer ist als Wasser, und zwar in solchem Verhältnis kombiniert, daß die ganze Kugel ein wenig schwerer ist als Wasser, so wird die nach den Diagrammen der Fig. X vorgenommene verschiedene Durchschneidung der Kugel aufsteigende und sinkende Stücke in dem nämlichen Verhältnis liefern, wie die verschiedene Furchung des Eies bei unserer vorausgehenden Betrachtung Blastomeren AB und $P_1$ ergeben hat. Man sieht sofort, daß Zerschneidung der Kugel nach Art der Fig. X, a und c je ein aufsteigendes und ein sinkendes Stück gibt, Zerschneidung entsprechend der Fig. X, b zwei sinkende Stücke, Fig. X, d zwei aufsteigende und zwei sinkende, Fig. X, e drei aufsteigende und ein sinkendes, Fig. X, f ein aufsteigendes und drei sinkende.

Die zweite oben genannte Alternative ließe sich als eine Schichtung denken, in der Weise, daß irgendein Etwas in der Richtung vom animalen zum vegetativen Pol an Konzentration zu- oder abnimmt (Fig. Y, p. 202). Jeder mehr vegetativ gelegene Eibereich mag als positiv bezeichnet sein, gegenüber einem mehr animal gelegenen negativen. Werden durch die erste Teilung des Eies Zonen voneinander geschieden, welche in der fraglichen Hinsicht different sind, so beeinflussen sie sich bei der Trennung gegenseitig so, daß jede positive Zelle zu $P_1$, jede negative zu AB wird. Werden dagegen die primären Blastomeren aus dem Ei so herausgeschnitten, daß sie gleiche Eizonen enthalten, so beeinflussen sie sich gegenseitig nicht; doch geht die an den Teilungsschritt geknüpfte Veränderung auch in diesem Fall vor sich.

Ohne weiteres folgen aus dieser Annahme die Blastomerenqualitäten bei der normalen (Fig. Y, a) und bei der unter Zentrifugalwirkung sich vollziehenden schiefen Teilung (Fig. Y, c). Der in diesen Figuren an der Grenze der beiden Blastomeren eingezeichnete „Kegel“ soll das zwischen ihnen bestehende Gefälle

ausdrücken, das um so geringer wird, je mehr die Spindel sich einer zur Eiachse senkrechten Ebene nähert. Auch die drei Dispermietypen leiten sich aus unserer

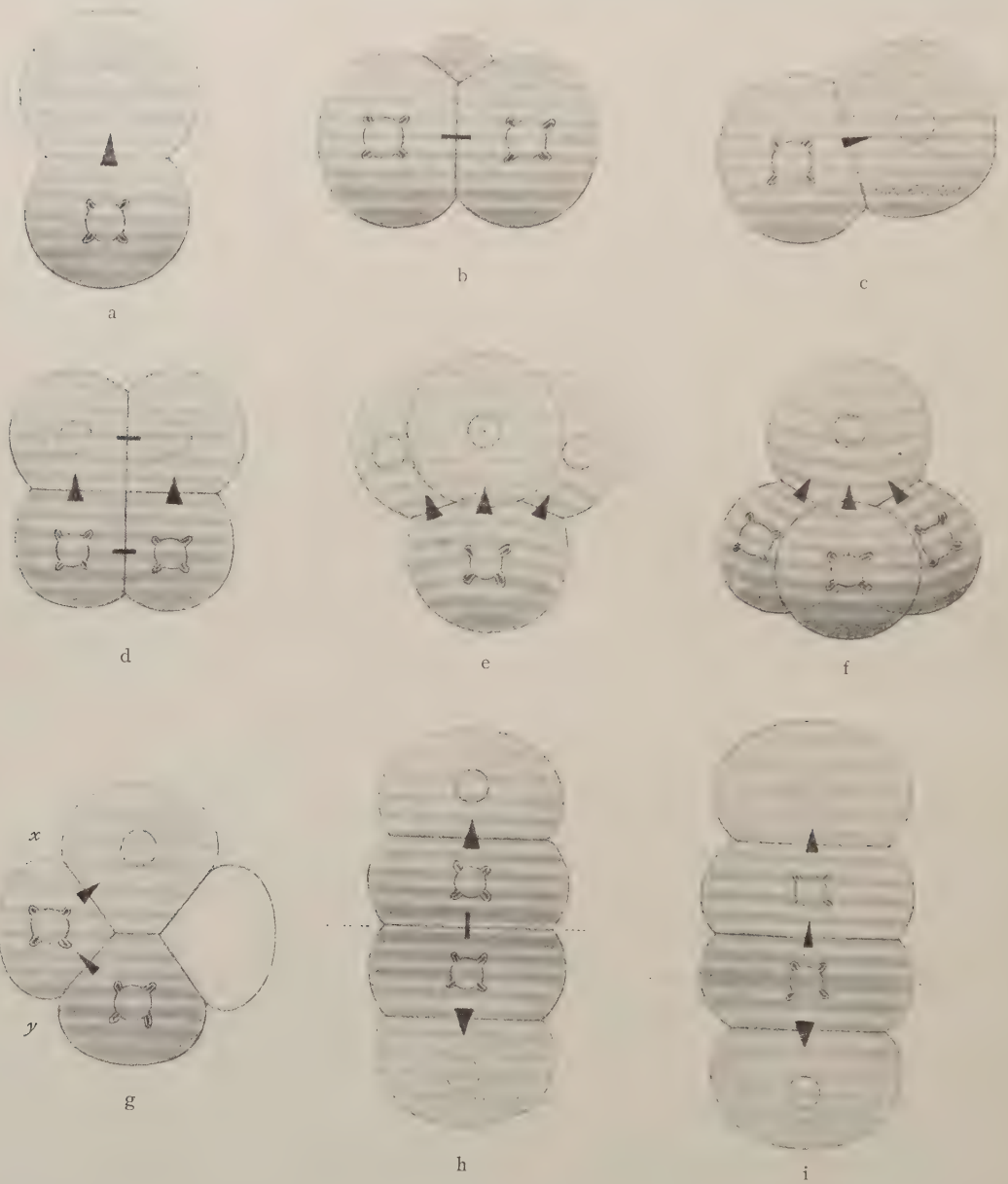



Fig. Y.

Vorstellung einfach ab. Beim Typus II (Fig. Y, d) beeinflussen sich die beiden oberen und die beiden unteren Zellen gegenseitig nicht; der unser Gefälle ausdrückende Kegel wird zu einem Zylinder; beim Typus I (Fig. Y, e) beeinflussen

sich die drei oberen, beim Typus III die drei unteren Zellen gegenseitig nicht (Fig. Y, f).

Nun gibt es aber auch Fälle, für welche wir noch speziellere Annahmen machen müssen; hierher gehören vor allem die Balleier (Fig. Y, b). Da hier die beiden Blastomeren gleiche Eizonen enthalten, kann es keine differenzierende Wechselwirkung bei ihrer Entstehung geben. Daß nun diese beide Zellen zu $P_1$ werden und nicht zu AB, muß als Tatsache hingenommen werden. Man könnte die Verhältnisse vielleicht so ausdrücken, daß man sagt: durch den ersten Teilungsschritt wird die Qualität „Ei" in die Qualität $P_1$ übergeführt, mit der Einschränkung, daß Zellen, die sich während dieses Schrittes in animaler Richtung abspalten, die Qualität AB annehmen. Daß im Ballkeim die beiden $^1/_2$-Blastomeren zu $P_1$ werden und nicht zu AB, würde darauf hinweisen, daß wir in der Qualität $P_1$ das eigentliche Erbe der Eiqualität zu erblicken haben, neben der die Qualität AB wie etwas Negatives erscheint. Und dies wird ja auch durch die zunächst folgende Entwicklungsperiode bestätigt, die uns in den Abkömmlingen von AB ein gleichartiges Epithel darbietet, das für sich allein eine ungefähr kugelige geschlossene Blase bildet [1]), während alle wichtigen Differenzierungen von $P_1$ ausgehen.

Weiterhin gibt unsere Relativitätshypothese nicht ohne weiteres über diejenigen Fälle Rechenschaft, wo das Ei durch simultane Teilung in mehr als zwei Zellen zerfällt und wo nun eine oder mehrere von diesen in solche Positionen zu zwei Nachbarzellen gelangen können, daß sie von der einen positiv, von der anderen negativ bestimmt werden. Wie soll hier die Entscheidung fallen? In den durch die Fig. Y, d, e und f wiedergegebenen Dispermiefällen kommt dieses Moment nicht in Betracht, wie aus den Diagrammen ersichtlich ist. Anders aber ist es, wenn der Tetraster des dispermen Eies z. B. so orientiert war, daß eine animale, eine vegetative und zwei „äquatoriale" Zellen entstehen, wie in dem oben beschriebenen Embryo der Tafeln 14 und 15. Schematisch ist dieser Fall in Fig. Y, g dargestellt, wobei nur die eine äquatoriale Zelle berücksichtigt ist. Wäre diese Zelle nur von der vegetativen Nachbarzelle beeinflußt, so würde sie nach unserer Hypothese die Qualität AB erhalten, wäre sie nur von der animalen beeinflußt, so müßte sie die Qualität $P_1$ annehmen. Daß sie, wie der beobachtete Fall gelehrt hat, zu $P_1$ wird, ist eine von unserer Hypothese nicht vorauszusehende Tatsache, die man sich in der Weise zurechtlegen könnte, daß die Dichtigkeitsunterschiede

1) Ich bemerke hier, daß mir die von ZUR STRASSEN (1906), Miss STEVENS (1909) und mir selbst beobachtete Tatsache, daß eine Blastomere AB, die sich ohne entsprechende Differenzierung der Ventralfamilie entwickelt, zu einer geschlossenen Zellenblase führt, einiges Bedenken gegen ZUR STRASSENS Deutung des von ihm in den Figuren 65—67 (Taf. V) wiedergegebenen Embryos erweckt. Seiner Annahme (p. 177), daß sich hier das primäre Ektoderm ohne Anschluß an die Ventralfamilie zu seiner normalen Form entwickelt habe, möchte ich die andere vorziehen, daß der ursprünglich geschlossene Embryo, sei es schon im Leben, sei es infolge der Konservierung, geplatzt ist.

zwischen den einzelnen Eizonen gegen den animalen Pol zu kontinuierlich wachsen, so daß bei der Konstellation unserer Figur die Differenz an der Grenze x größer ist als an der Grenze y.

Wir haben nunmehr die Frage zu untersuchen, ob sich nicht auch die Fälle ZUR STRASSENs, die diesen Forscher zur Annahme einer differentiellen Kernteilung geführt haben, unserer Hypothese in der einen oder anderen Fassung unterordnen lassen. Zu diesem Behuf muß ich etwas weiter ausholen. Die Ascaris-Riesen, deren Kenntnis wir ZUR STRASSEN verdanken, gehören in zwei streng auseinanderzuhaltende Kategorien. In der einen stehen die Fälle, wo zwei Oocyten schon vor dem Eindringen des Spermatozoons verschmolzen waren. Solche Rieseneier werden im allgemeinen einfach befruchtet und verhalten sich in ihrer Entwicklung wie ein normales Ei. Die zweite Kategorie bilden jene Fälle, wo zwei bereits befruchtete Oocyten miteinander verschmolzen sind. Solche Riesen entwickeln sich, wenn nicht immer, so doch jedenfalls häufig, zu Zwillingsbildungen, wobei nach ZUR STRASSENs Feststellungen die beiden Konstituenten entweder mit ihren animalen oder mit ihren vegetativen Polen zusammenhängen.

Ich habe (BOVERI und STEVENS, 1904) diese beiden Typen so gedeutet — und ZUR STRASSEN hat sich damit im wesentlichen einverstanden erklärt —, daß im ersteren Fall die Verschmelzung der beiden Oocyten vollzogen war, ehe die Ausbildung der Eipolarität begonnen hatte. So kommt sie nun in dem Verschmelzungsprodukt ebenso zustande, wie sonst in einem einfachen Ei.

Im zweiten Fall besaß jede Oocyte bereits die definitive Polarität, die nicht mehr rückgängig gemacht werden kann. Hierbei muß vorausgesetzt werden, daß die beiden Oocyten bei der Verschmelzung entsprechende Pole einander zugekehrt hatten. Vielleicht ist das Verhältnis gerade dahin aufzufassen, daß Oocyten dieses Stadiums nur dann verschmelzen können, wenn sie zufällig mit gleichnamigen Polen aneinanderstoßen.

Die erste Kategorie der Riesen macht natürlich unserer Hypothese keinerlei Schwierigkeiten. Ebensowenig ist dies der Fall bei denjenigen doppelt befruchteten Riesen, bei denen sich jeder der beiden Zwillingsembryonen auf eines der beiden verschmolzenen Eier beziehen läßt (Fig. Y, h, p. 202). Etwas anders aber liegen die Dinge bei jenen von ZUR STRASSEN aufgefundenen sogenannten Dreifachzwillingen, wo ein Gebilde, das aus drei Eiern zusammengesetzt ist, einen symmetrischen Zwillingsembryo aus sich hervorgehen läßt. Es ist zunächst nötig, die Konstitution eines solchen Dreifacheies genauer festzustellen. Aus seiner Furchung muß geschlossen werden, daß zwei Spermien eingedrungen waren. Da nun, falls die drei Oocyten sich vor der Befruchtung vereinigt hätten, nur ein Spermium zu erwarten wäre, falls sie nach der Befruchtung

verschmolzen wären, dagegen drei Spermien, so läßt die Anwesenheit von zwei Spermien mit fast vollkommener Sicherheit auf folgende Kombination schließen: Zwei Oocyten waren vor der Befruchtung verschmolzen und hatten dann ein Spermium in sich aufgenommen, es entstand ein monospermes Riesenei mit einfacher Organisation, das sich normal entwickelt hätte. Dieses monosperme Riesenei ist dann mit einem monospermen Einfachei verschmolzen, und zwar, wie wir in Anlehnung an einen von ZUR STRASSEN beschriebenen Dreifachzwilling annehmen wollen, so, daß die beiden vegetativen Pole sich verbanden.

Fassen wir den Fall zuerst vom Standpunkt unserer Relativitätshypothese ins Auge, so wäre die Plasmastruktur des Eies die in Fig. Y, i (p. 202) dargestellte, in welcher die punktierte Linie die Ebene anzeigt, wo das Einfachei und das Doppelei mit ihren vegetativen Polen verschmolzen sind. Wenn hier durch die simultane Vierteilung eine einfache Reihe von vier annähernd gleich großen Zellen gebildet wird, so tritt das Gleiche ein, was wir oben als bei dispermen Einfacheiern vorkommend betrachtet haben, daß nämlich eine Zelle von ihren beiden Nachbarzellen in verschiedenem Sinn beeinflußt wird. Für unseren Fall würde, wie die Figur anschaulich macht, Folgendes gelten. Die beiden Endzellen sind eindeutig bestimmt, sie werden zu AB. Die untere Mittelzelle ist gleichfalls eindeutig bestimmt; sie stößt beiderseits an Zellen, die im Vergleich zu ihr negativ sind; sie wird die Qualität $P_1$ erhalten. Die obere Mittelzelle dagegen verhält sich gegenüber ihrer unteren Nachbarzelle negativ, gegenüber der oberen positiv. Daß sie, wie ZUR STRASSEN, freilich nicht mit voller Sicherheit, angibt, zu $P_1$ wird und nicht zu AB, dafür reicht die gleiche einfache Hilfsannahme aus, die oben für den Dispermiefall der Fig. Y, g gemacht worden ist.

Noch einfacher erledigt sich der Fall für unsere andere Alternative, wonach das in einer Blastomere gegebene Mengenverhältnis zweier Substanzen *An* und *Ve* darüber entscheidet, ob die Zelle die Qualität AB oder $P_1$ annimmt. Fig. X, g (p. 200) zeigt sofort, daß die beiden Endzellen zu AB, die mittleren zu $P_1$ werden müssen.

Und endlich, was hier für den Dreifachzwilling erläutert worden ist, läßt sich leicht auf den anderen ZUR STRASSENschen Fall übertragen, wo aus einem doppeltbefruchteten Zweifachei ein großer und ein kleiner Embryo entstanden war [1]).

Nun aber bleibt noch Folgendes zu beachten. Wenn wir nach unserer einen Alternative die Entstehung einer Zelle AB von dem Vorhandensein einer gewissen Menge einer besonderen Substanz *An* abhängig machen, die am animalen Pol des Eies angesammelt ist, so lassen sich nur Dreifachzwillinge von einem be-

1) Man vergleiche übrigens hierzu nochmals das oben (p. 196) geäußerte Bedenken gegen die Beweiskraft dieses Keims.

stimmten Typus erklären, nämlich solche, die mit den vegetativen Polen zusammenstoßen. Wären das Einfach- und das Doppelei mit ihren animalen Polen verschmolzen, so müßte die Zerlegung des Gebildes in eine Reihe von vier ungefähr gleich großen Zellen unsere Substanz *An* ganz und gar in eine der beiden Mittelzellen verbringen (Fig. X, h, p. 200), und es müßten neben ihr als der einzigen Zelle von der Qualität AB drei Zellen $P_1$ entstehen; der Keim würde sich nicht als Zwilling entwickeln. Und hier erhebt sich nun die Frage, über die zur Strassens Mitteilungen keine Auskunft geben: sind die Dreifachzwillinge alle von einer Art oder sind beide Orientierungsmöglichkeiten verwirklicht?

Gerade das Studium der Dreifachzwillinge in bezug auf diesen Punkt könnte deshalb vielleicht geeignet sein, eine Entscheidung zwischen den beiden oben aufgestellten Alternativen zu erbringen und der einen oder der anderen noch bestimmtere Gestalt zu verleihen. Was aber auch hier durch weitere Untersuchungen noch erreicht werden mag, Eines halte ich für sicher, daß sich alles, was über die Wertigkeit der primären Blastomeren bei abnormer Furchung ermittelt worden ist, durch die Annahme sehr einfacher Plasmadifferenzen erklären läßt, wogegen die Hypothese einer differenzierenden Wirkung des Kerns in jeder Form auf unüberwindliche Schwierigkeiten stößt.

---

Es erhebt sich nun die Frage, was von der späteren Organisation, zunächst also von der Organisation der $^1/_2$-Blastomeren, im Ei direkt vorgebildet sein kann. Vergleicht man die $P_1$-Blastomere des Ballkeims mit der $P_1$-Blastomere des normalen Keims, so sind beide nicht nur hinsichtlich der Eibereiche, aus denen sie stammen, fundamental verschieden, sondern auch, was uns an dieser Stelle vor allem wichtig ist, in der Richtung ihrer weiteren Differenzierung. Während die Spindelachse der normalen $P_1$-Blastomere in die alte Eiachse fällt, steht die Spindelachse der $P_1$-Blastomere des Ballkeims auf der Eiachse entweder senkrecht, was wohl als das typische Verhalten anzusehen ist, oder schief (vgl. oben p. 164). Gegen diese Behauptung wäre der Einwand möglich, daß die zwei Blastomeren eines Ballkeims sich vielleicht in bestimmter Weise gegeneinander gedreht haben könnten, in welchem Fall die spätere Richtung ihrer Spindeln über die Beziehung ihrer Polarität zu der des Eies keine Aussage erlauben würde. Dieses Bedenken läßt sich jedoch mit Bestimmtheit beseitigen, und zwar für die aus der Zentrifuge genommenen, frisch geteilten Balleier durch die Stellung der Kerne und Sphären, von da an durch die Position der beiden Dotterkalotten, welche eine untrügliche Marke für Zelldrehungen abgeben.

Aehnlich wie bei den Balleiern liegen die Verhältnisse bei den schief zur Achse zentrifugierten und unter starker Zentrifugalkraft sich teilenden Eiern. Da

solche Eier, gleichfalls ohne Zelldrehung, sich vollkommen normal entwickeln, muß die Achse der Zelle $P_1$ jeden beliebigen Winkel mit der alten Eiachse bilden können. So scheint mir die Annahme nicht zu umgehen, daß die $P_1$-Blastomere das, was sie von polarer Organisation besitzt, erst selbst gewinnt oder wenigstens gewinnen kann. Nur ihr allgemeines Schicksal ist bestimmt durch ein gewisses Mehr oder Weniger an bestimmter Substanz oder durch eine gewisse Differenz gegenüber der Zelle, von der sie sich abschnürt. Dadurch ist entschieden, daß sie die Qualität $P_1$ annehmen muß. Die hierfür charakteristische polare Organisation aber gewinnt sie erst jetzt.

Es zeigt sich hierin eine interessante Parallele zu den Verhältnissen der Oocyten. Aus den Tatsachen der Riesenbildung mußte geschlossen werden, daß die Polarität des reifen Eies in der unbefruchteten Oocyte noch nicht besteht. Entweder besitzt diese eine andere Polarität oder gar keine. Die polare Organisation des Eies, deren Existenz aus einer Reihe von Tatsachen zu entnehmen ist, entsteht als etwas Neues, wenn wir auch nicht genau anzugeben vermögen, wann dies geschieht. Es ist möglich, daß auch diese innere Umgestaltung an eine Zellteilung (Richtungskörperbildung) geknüpft ist.

Fragen wir aber nun, zur Blastomere $P_1$ zurückkehrend, durch welches Moment die Orientierung der in ihr entstehenden polaren Struktur bestimmt wird, so läßt sich kaum an etwas anderes denken, als an die Richtung, in welcher sich die $P_1$-Zelle von der oder den AB-Zellen, bezw. im Ballkeim von der Schwesterzelle $P_1$ abschnürt. Sowohl die verschiedenen Dispermiefälle wie die Zentrifugalversuche stehen mit dieser Annahme in gutem Einklang, was aus den Tafelfiguren leicht zu ersehen ist. Wenn es also auch, wie zuerst ZUR STRASSEN nachgewiesen hat, für die Weiterentwicklung einer Blastomere $P_1$ im wesentlichen gleichgültig ist, ob sie in den normalen Raumbeziehungen zu den übrigen Zellen des Keimes steht, so scheint doch die Richtung dieser Weiterentwicklung durch die Orientierung zu der Schwesterzelle im Moment der Abschnürung bestimmt zu werden.

Was im Vorstehenden für die Zelle $P_1$ ausgeführt worden ist, gilt mutatis mutandis auch für die Zelle AB, so daß darüber nicht weiter gesprochen zu werden braucht. Allein es tritt hier bereits eine neue Frage hinzu, diejenige nach der Determinierung der Bilateralität. Wenn wir die polare Organisation des zweizelligen Stadiums als etwas ansehen müssen, das erst hier sich neu ausbildet oder wenigstens ausbilden kann, so gilt nicht Gleiches für die bilaterale Organisation. Es erscheint, zunächst für die Ballkeime, denkbar, daß ihre Symmetrieebene vom Ei her unverändert übernommen wird. Diese Frage hängt natürlich aufs engste mit der vorläufig ungelösten Frage zusammen, ob die in

einer aufgezwungenen Ebene gelegene Spindel eines unter Zentrifugalwirkung sich teilenden Eies zugleich in einer bestimmten, durch die Eistruktur vorgezeichneten meridionalen Ebene liegt oder nicht. Jedenfalls spricht vorläufig nichts gegen eine solche Annahme. Die Ebene, in der sich später die beiden Zellenpaare des vierzelligen Ballkeims gegeneinander drehen (Fig. 31, Taf. 16), würde diese präsumptive Medianebene sein. Aber nun kommen wir doch an einen zweifelhaften Punkt. Im normalen Keim erfolgt die Krümmung der vierzelligen Ventralfamilie in der Medianebene, und zwar ist die Konkavität der Krümmung immer nach der gleichen Seite, nämlich gegen die Dorsalfamilie gerichtet. Die beiden vierzelligen Ventralfamilien eines Ballkeims erfahren eine ganz entsprechende Krümmung; und in denjenigen Fällen, wo nur die eine der beiden Blastomeren $P_1$ sich entwickeln durfte (Fig. 32), stimmt diese Krümmung in ihrer Richtung vollkommen mit der des normalen Keimes überein (Fig. 32e). Entwickeln sich dagegen die beiden Ventralfamilien eines Ballkeims gemeinsam, so scheint die Krümmung meistens aus der Symmetrieebene des Vierzellenstadiums, die doch die Medianebene darstellen würde, herauszuführen; und die Konkavität der Krümmung ist im Fall des ebenen Ballkeims (Fig. 31) für beide Ventralfamilien gleichsinnig gerichtet, während beim tetraëdrischen (Fig. 33) die konkaven Seiten gegeneinander gekehrt sind. Es muß unter diesen Umständen fraglich erscheinen, ob die Medianebene, wie sie sich z. B. in der vorderen Ventralfamilie des Ballkeims der Fig. 37a in so klarer Uebereinstimmung mit den Zuständen einer normalen Ventralfamilie zeigt, auf eine Symmetrieebene des Eies bezogen werden kann. Nur unter der Annahme ausgiebiger Zellendrehungen ließe sich an eine solche Beziehung denken.

Es könnte scheinen, als müßten in der Entwicklung dispermer Keime die besten Kriterien für die aufgeworfene Frage gegeben sein; aber auch hier machen die ohne Zweifel vorkommenden Zellenverschiebungen ein sicheres Urteil unmöglich.

Wenn wir daher dieses Problem einstweilen ungelöst stehen lassen müssen, so möchte ich doch der Ueberzeugung Ausdruck geben, daß es nicht überhaupt unangreifbar ist. Ich führe einstweilen zwei Beobachtungen an, die ich noch nicht in der zu wünschenden Weise vervollständigen konnte, die aber doch zeigen, welche experimentelle Aussichten hier bestehen.

Wie schon kurz mitgeteilt (1910), habe ich aus Eiern, die ungefähr in der Richtung ihrer Achse zentrifugiert worden waren und sich dann außerhalb der Zentrifuge geteilt hatten, in großer Zahl Embryonen mit Situs inversus erhalten. Diese Erscheinung könnte auf den ersten Blick als eine klare Bestätigung der interessanten Hypothese Conklins (1903) erscheinen, wonach Umkehrung der Eipolarität bei Erhaltung einer davon unabhängigen Bilateralstruktur

die Ursache des Situs inversus wäre. Allein die Polarität des Ascaris-Eies ist nach allen meinen hierüber angestellten Versuchen nicht umdrehbar. So stehen wir hier wieder vor einem neuen Problem, dessen Verfolgung einigen Einblick in die Bilateralitätsfrage erhoffen läßt.

Im Zusammenhang mit dieser Frage steht der zweite Punkt, den ich hier erwähnen will. ZUR STRASSEN hat in einer sehr eingehenden Erörterung die Drehung des senkrechten **T**-Balkens auf chemotaktische Wechselwirkung zwischen den von ihm angenommenen Schichtensystemen der Dorsal- und Ventralfamilie zurückgeführt (1906, p. 252—257). In den Fällen, wo die Umklappung der Ventralfamilie zunächst aus der Medianebene herausführt, nimmt er an, daß die Ventralfamilie sich vorher um 90° um ihre Längsachse gedreht hatte, um sich nach vollzogener Schwenkung wieder um den gleichen Betrag zurückzudrehen. Es schien mir möglich, diese Annahme durch Zentrifugierungsversuche zu prüfen. Zentrifugiert man nämlich bis kurz vor der Teilung, so daß der Dotter bei der Durchschnürung zu einer sehr dichten Kalotte angehäuft ist, so wird er von der ihn durchschneidenden Furche so auf die beiden Blastomeren zerlegt, daß jede an der gleichen Seite eine Dottermacula darbietet, die sich, wenn auch allmählich undeutlicher werdend, oft noch bis über die nächste Teilung hinaus erhält. Wenn nun, wie ZUR STRASSENs Hypothese will, die beiden primären Blastomeren gegeneinander rotieren, so muß dies an den Dottermarken erkennbar sein. In der Tat habe ich an den Eiern eines Wurms auf dem Zweizellenstadium solche Rotationen konstatieren können. In einigen Fällen stand die Dottermarke von $P_1$ auf der von AB genau senkrecht, in anderen war der Winkel größer oder kleiner oder fehlte ganz. Die ersteren Fälle frappierten mich in ihrer Uebereinstimmung mit dem Postulat ZUR STRASSENs so sehr, daß ich bereits glaubte, eine sichere Bestätigung seiner Hypothese vor mir zu haben. Allein die Drehungsrichtung des senkrechten **T**-Balkens zeigte zu der in den Dottermarken sich ausprägenden Rotation keinerlei gesetzmäßige Beziehung. In allen Keimen, auch in denen, wo die beiden Marken senkrecht zueinander standen, klappte der Stamm des **T** direkt in der Medianebene nach hinten um.

Wenn sonach meine Ergebnisse mit denjenigen ZUR STRASSENs in mehreren und sehr wesentlichen Punkten in Widerspruch stehen, so liegt mir doch nichts ferner, als den hohen Wert seiner Arbeit zu verkennen. Vielmehr bewundere ich aufrichtig, trotz eines nicht ganz geringen Gegensatzes in den Maximen der Forschung, den Scharfsinn, die Kühnheit und die Konsequenz, mit der ZUR STRASSEN auf einigen unscheinbaren Tatsachen sein verwickeltes Theoriengebäude aufgerichtet hat. Aber das Eine eben ist zu bedauern, daß die Tatsachenbasis, auf der sich dieser Bau erheben konnte, nicht nur sehr schmal war, sondern auch an manchen Stellen recht unsicher. Tatsachen festzustellen, dies scheint mir

auf diesem Feld das wichtigste Bedürfnis zu sein; und dabei zweifle ich nicht, daß gerade die Hypothesen ZUR STRASSENs für die weitere experimentelle Erforschung unseres Objekts zu wichtigen Fragestellungen führen werden.

---

Eine Vergleichung der mitgeteilten Befunde mit den an anderen Eiern gewonnenen Ergebnissen gedenke ich im Zusammenhang mit der Besprechung anderer Experimente vorzunehmen. Hier seien nur noch einige Bemerkungen zum Regulationsproblem angefügt.

Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abnormer Furchung haben uns gelehrt, daß Stücke eines reifen Eies die Wertigkeit eines ganzen Eies besitzen können. So entstehen aus einem dispermen Ei des Typus II zwei verbundene Zellenkomplexe, deren jeder sich wie ein normaler Keim darstellt (vgl. oben p. 157/8). Und dementsprechend hat Miss HOGUE (1910, p. 136) bei ihren Zentrifugierungsversuchen gefunden, daß von manchen Eiern während der ersten Teilung kernlose Plasmastücke von nahezu halber Eigröße abgestoßen werden und der Rest doch einen völlig normalen, entsprechend verkleinerten Embryo liefert. Das Ascaris-Ei verhält sich also in dieser Hinsicht, wie ein typisches „Regulations-Ei" (K. HEIDER); ja es ist sogar möglich — falls die oben aufgestellte Relativitätshypothese zutreffen sollte — daß das Ascaris-Ei ein harmonisch-äquipotentielles System ist, wie dies schon DRIESCH vermutet hat.

Mit dieser sehr vollkommenen Regulationsfähigkeit des Eies, und zwar des teilungsbereiten Eies, steht in schärfstem Kontrast die unabänderliche Bestimmtheit jeder einmal gebildeten $^1/_2$-Blastomere. Sie ist entweder AB oder $P_1$ und außerstande, wenn die andere von der Entwicklung ausgeschlossen wird, sich zu etwas anderem zu entwickeln, als was sie im normalen Verband geliefert hätte. Hier also keine Spur von Regulation, sondern strengstes Mosaik.

Man könnte geneigt sein, hierin, auf eine etwas spätere Periode verlegt, das Gleiche zu erblicken, was E. B. WILSON (1903) und speziell YATSU (1904) durch Zerstückelungsversuche für das Ei von Cerebratulus nachgewiesen haben, wo im reifen Ei eine Lokalisation bestimmter Anlagen auf bestimmte Eibereiche besteht, die das unreife Ei noch nicht besitzt. Bruchstücke, die dem unreifen Ei entstammen, liefern bei Cerebratulus normale Zwergembryonen; je weiter die Reifung vorgeschritten ist, um so mehr sind die aus Fragmenten gezogenen Larven defekt. DRIESCH hat auf Grund dieser und anderer Erfahrungen oft die Ansicht wiederholt, daß das Plasma mit fortschreitender Entwicklung „starrer" werde und dadurch der Regulation immer größere Schwierigkeiten entgegensetze. Ich halte es für sehr zweifelhaft, ob diese Anschauung überhaupt und speziell für die Ascaris-Entwicklung zutrifft. Nach den Tatsachen, die ich oben (p. 192/3) über die doppelwertigen Zellen dispermer Keime mitgeteilt habe, ist es wahrscheinlich, daß

jede primäre (AB oder $P_1$) Blastomere genau die gleiche Regulationsfähigkeit wie das Ei besitzt, so daß Fragmente dieser Zellen, wenn man sie herstellen könnte, auch wieder exakt die Wertigkeit AB oder $P_1$ besäßen. Also jede Zelle in sich wäre regulationsfähig, oder, vielleicht richtiger ausgedrückt: so konstruiert, daß das Fragment ohne weiteres die Struktur des ganzen Eies wiederholt; eine Regulation der isolierten Blastomeren zum ganzen Keim dagegen ist ausgeschlossen. Dies führt uns zurück zu dem Begriff des Teilungsschrittes; die Teilung liefert bei Ascaris definitiv nach verschiedenen Richtungen determinierte Tochterzellen; in diesen aber wären, so wenig wie im Ei, die Qualitäten der nächsten Tochterzellen räumlich vorgebildet. Die Zellstruktur stellt kein Mosaik dar; dieses wird erst gebildet von dem Komplex der selbständig gewordenen Zellen.

Eine eigentümliche Beziehung zum Regulationsproblem besitzt weiterhin jene auffallendste Erscheinung, welche unsere Experimente zu Tage gefördert haben: nämlich daß aus Eiern, die in bestimmter Weise zentrifugiert worden sind, nur ein halber Embryo entsteht, und zwar nicht etwa eine seitliche Hälfte, in der alle Zellenarten des normalen Embryo vertreten wären, sondern eine ventrale Hälfte. Ohne daß vom Ei das Geringste weggenommen zu sein braucht — denn der „Ball" kann fehlen — entsteht aus einem solchen Ei nur der ventrale Embryonalbereich; der dorsale ist völlig unterdrückt. Dies geschieht mit der gleichen Exaktheit, mit der z. B. aus einer $^1/_2$-Blastomere des Seeigel-Eies ein ganzer Embryo entsteht. Wenn wir im letzteren Fall sagen: der Teil reguliert sich zum verkleinerten Ganzen, ist es dann nicht ebenso richtig, in jenen Fällen von Ascaris zu sagen: das Ganze reguliert sich zum vergrößerten Bruchstück?

Diese Betrachtung führt von anderer Seite zu dem gleichen Schluß, den ich früher (1901) aus den Versuchen an Seeigeleiern abgeleitet hatte, daß der Begriff einer während der Entwicklung den Blastomeren übergeordneten „Ganzheit" oder „Einheit" keine Berechtigung hat.

Die Balleier fordern schließlich noch zu einer Bemerkung auf. Es besteht eine gewisse Uebereinstimmung zwischen den aus ihnen hervorgehenden defekten Embryonen und den Mißbildungen, die man in der pathologischen Anatomie als Embryome oder Teratome bezeichnet. Wie diese letzteren entstehen, darüber gehen bekanntlich die Meinungen auseinander; daß sie aber irgendwie auf eine Entwicklung von Keimzellen oder verlagerten Blastomeren zurückzuführen seien, darüber scheinen alle Autoren einig zu sein. Auf was ich nun hier aufmerksam machen möchte, ist dieses, daß die sinnlose Fragmentnatur eines Embryoms nach unserem Befund an Ascaris nicht mit Notwendigkeit auf die Entstehung aus einem Teil eines normalen Keimes hinweist. Wenn durch die einfache Prozedur

des Zentrifugierens in bestimmter Richtung ein normales Ascaris-Ei so verändert werden kann, daß es ein „Embryom" liefert, so läßt sich denken, daß spontane Entwicklung ungenügend ausgebildeter Keimzellen beim Säugetier zu ähnlichen Defektbildungen hinführen kann. Das Gesagte soll natürlich nichts anderes bedeuten als die Wegräumung einer Gedankenhemmung, die bisher wohl nicht selten beim Nachforschen über dieses ebenso interessante wie schwierige Problem die Richtung der Ideen beeinflußt hat.

## Literaturverzeichnis.


Boveri, M. (1903), Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Jen. Zeitschr., Bd. 37.

Boveri, Th. (1886), Ueber die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, 2. Jahrg.

— (1888), Zellen-Studien II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala. Jena (auch Jen. Zeitschr.).

— (1892), Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris meg., nebst Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. 8.

— (1897), Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg. Jahrg. 1897.

— (1899), Die Entwicklung von Ascaris meg. mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift für C. v. Kupffer. Jena.

— (1901), Ueber die Polarität des Seeigeleies. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. 34.

— (1904 a), Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

— (1904 b), Protoplasmadifferenzierung als auslösender Faktor für Kernverschiedenheit. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg. Jahrg. 1904.

— (1907), Zellenstudien VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier, Jena (auch Jen. Zeitschr.).

— (1909), Die Blastomerenkerne von Ascaris meg. und die Theorie der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellforschung, Bd. 3.

— (1910), Ueber die Teilung zentrifugierter Eier von Ascaris meg. Festschrift für W. Roux. Arch. f. Ent.-Mech.

—, und Hogue, M. J. (1909), Ueber die Möglichkeit, Ascariseier zur Teilung in zwei gleichwertige Blastomeren zu veranlassen. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, Jahrg. 1909.

—, und Stevens, N. M. (1904), Ueber die Entwicklung dispermer Ascariseier. Zool. Anz., Bd. 27.

Conklin, E. G. (1903), The cause of Inverse Symmetry. Anat. Anz., Bd. 23.

Driesch, H. (1892), Entwicklungsmechanische Studien V. Ueber die Furchung doppeltbefruchteter Eier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 55.

Goldschmidt, R. (1903). Histologische Untersuchungen an Nematoden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 18.

— (1908), Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 90.

Herla, V. (1893), Etude des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. de Biol., Bd. 13.

Hertel, E. (1905), Ueber die Einwirkung von Lichtstrahlen auf den Zellteilungsprozeß. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 5.

Hogue, M. J. (1910), Ueber die Wirkung der Zentrifugalkraft auf die Eier von Ascaris meg. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 29.

Martini, E. (1908), Die Konstanz histologischer Elemente bei Nematoden nach Abschluß der Entwicklungsperiode. Verh. d. Anat. Ges., 22. Vers.

— (1909), Studien über die Konstanz histologischer Elemente. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 92.

Morgan, T. H. (1895), A Study of Variation in Cleavage. Arch. f. Ent.-Mech., Bd. 2.
Müller, H. (1903), Beitrag zur Embryonalentwicklung der Ascaris meg. Zoologica, Heft 17. Stuttgart.
Spemann, H. (1895), Zur Entwicklung des Strongylus paradoxus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 8.
Stevens, N. M. (1909), The Effect of Ultra-Violett Light upon the Developing Eggs of Ascaris meg. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27.
Strassen, O. L. zur (1896), Embryonalentwicklung der Ascaris meg. Arch. f. Ent.-Mech., Bd. 3.
— (1899), Ueber die Riesenbildung bei Ascaris-Eiern. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7.
— (1906), Die Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala. Zoologica, Heft 40. Stuttgart.
Teichmann, E. (1903), Ueber Beziehungen zwischen Astrosphären und Furchen. Arch. f. Ent.-Mech., Bd. 16.
Wilson, E. B. (1901), Experimental Studies in Cytology. I—III. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 12 und 13.
— (1903), Experiments on Cleavage and Localization in the Nemertine-egg. Arch. f. Ent.-Mech., Bd. 16.
Yatsu, N. (1904), Experiments on the Development of Egg Fragments in Cerebratulus. Biolog. Bull., Vol. 6.
Ziegler, H. E. (1895), Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60.
— (1898), Experimentelle Studien über die Zellteilung. II. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 6.
Zoja, R. (1896), Untersuchungen über die Entwicklung der Ascaris meg. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47.

## Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren beziehen sich auf Ascaris megalocephala.

### Tafel 11.

Fig. 1. Dispermer Keim von Asc. meg. bivalens (Dispermie-Typus I) a—m nach dem Leben, n und o das konservierte Objekt bei verschiedener Einstellung, p Kernkontur einer Ektodermzelle eines normalen Embryo von 16 Zellen.

Fig. 2. Desgleichen; a—l nach dem Leben, m und n das konservierte Objekt bei verschiedener Einstellung.

Fig. 3. Desgleichen; a—i nach dem Leben, k das konservierte Objekt in ventraler, l dasselbe in dorsaler Ansicht.

### Tafel 12.

Fig. 4 a—h. Dispermer Keim von Asc. meg. bivalens (Dispermie-Typus I), nach dem Leben.

Fig. 5. Desgleichen; drei von den vier primären Blastomeren sind wieder zusammengeflossen; a—g nach dem Leben, h das konservierte Objekt.

Fig. 6. Dispermer Keim von Asc. meg. bivalens (Dispermie-Typus II), a—f nach dem Leben, g nach dem konservierten Objekt.

Fig. 7. Desgleichen; a—f nach dem Leben, g und h nach dem konservierten Objekt in ungefähr opponierten Ansichten.

Fig. 8. Desgleichen; a—l nach dem Leben, m und n nach dem konservierten Objekt in opponierten Ansichten.

## Tafel 13.

Fig. 9. Dispermer Keim von Asc. meg. bivalens (Dispermie-Typus II); a—h nach dem Leben, i und k zwei entgegengesetzte Ansichten des konservierten Objekts.

Fig. 10. Desgleichen; a—g nach dem Leben, i der konservierte Keim, h dessen noch ungeteilte Zelle $P_2$ in anderer Ansicht.

Fig. 11. Dispermer Keim von Asc. meg. univalens (Dispermie-Typus III), nach dem Leben. Das Ei war vor der Teilung zentrifugiert worden.

Fig. 12 a, b, c. Desgleichen; drei Stadien nach dem Leben.

Fig. 13. Desgleichen; a—c nach dem Leben, d das konservierte Objekt, e das gleiche, die Ektoblastzellen nur in Konturen gezeichnet.

Fig. 14. Desgleichen; a—d nach dem Leben; e das konservierte Objekt, die gelben Zellen sind kernlos; f und g die Kerne der in e links gelegenen Zellen $P_3$ und C.

Fig. 15 a—d. Desgleichen; vier Stadien nach dem Leben.

## Tafel 14.

Fig. 16—23. Dispermer Keim von Asc. meg. bivalens (Dispermie-Typus III), nach dem Leben. Von Fig. 20 an ist jedes Stadium in zwei entgegengesetzten Ansichten wiedergegeben (a und b).

## Tafel 15.

Fig. 24—30. Der gleiche Keim wie auf Taf. 14, in späteren Stadien. Ungefähr mit dem Zustand der Fig. 30 stand die Entwicklung still.

## Tafel 16.

Fig. 31—39. Keime von Asc. meg. univalens, deren erste Teilung sich unter starker Zentrifugalwirkung vollzogen hatte (Ballkeime). Der Ball an seiner Granulierung zu erkennen.

Fig. 31 a—i. Entwicklung eines Ballkeimes vom Stadium von vier bis zum Stadium von zwölf Zellen. Nach dem Leben,

Fig. 32. Entwicklung eines halben Ballkeims. Die andere primäre Blastomere durch Uviollicht getötet. Nach dem Leben.

Fig. 33 a—d. Vier Stadien eines „tetraëdrischen" Ballkeimes. Nach dem Leben.

Fig. 34. Konservierter Ballkeim im Uebergang vom Vier- zum Achtzellenstadium.

Fig. 35. Achtzelliger Ballkeim, konserviert. Die beiden vierzelligen Ventralfamilien decken sich in ihren mittleren Teilen.

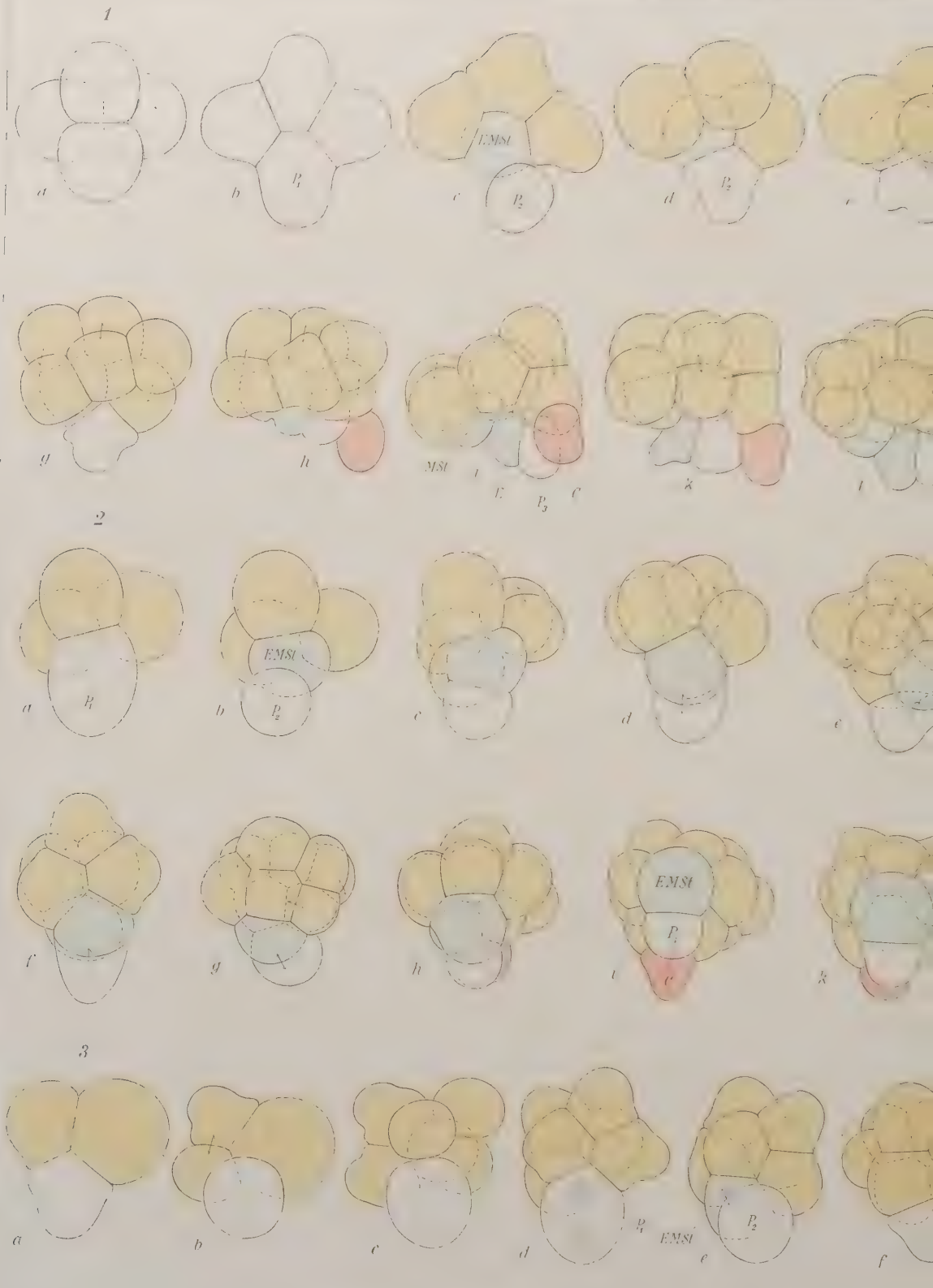
Fig. 36. Aehnliches Stadium in anderer Ansicht.

Fig. 37 a. Ballkeim, konserviert beim Uebergang zum Sechzehnzellenstadium.

Fig. 37 b. Gleicher Keim in gleicher Ansicht; die vordere Ventralfamilie nur durch Konturen angedeutet.

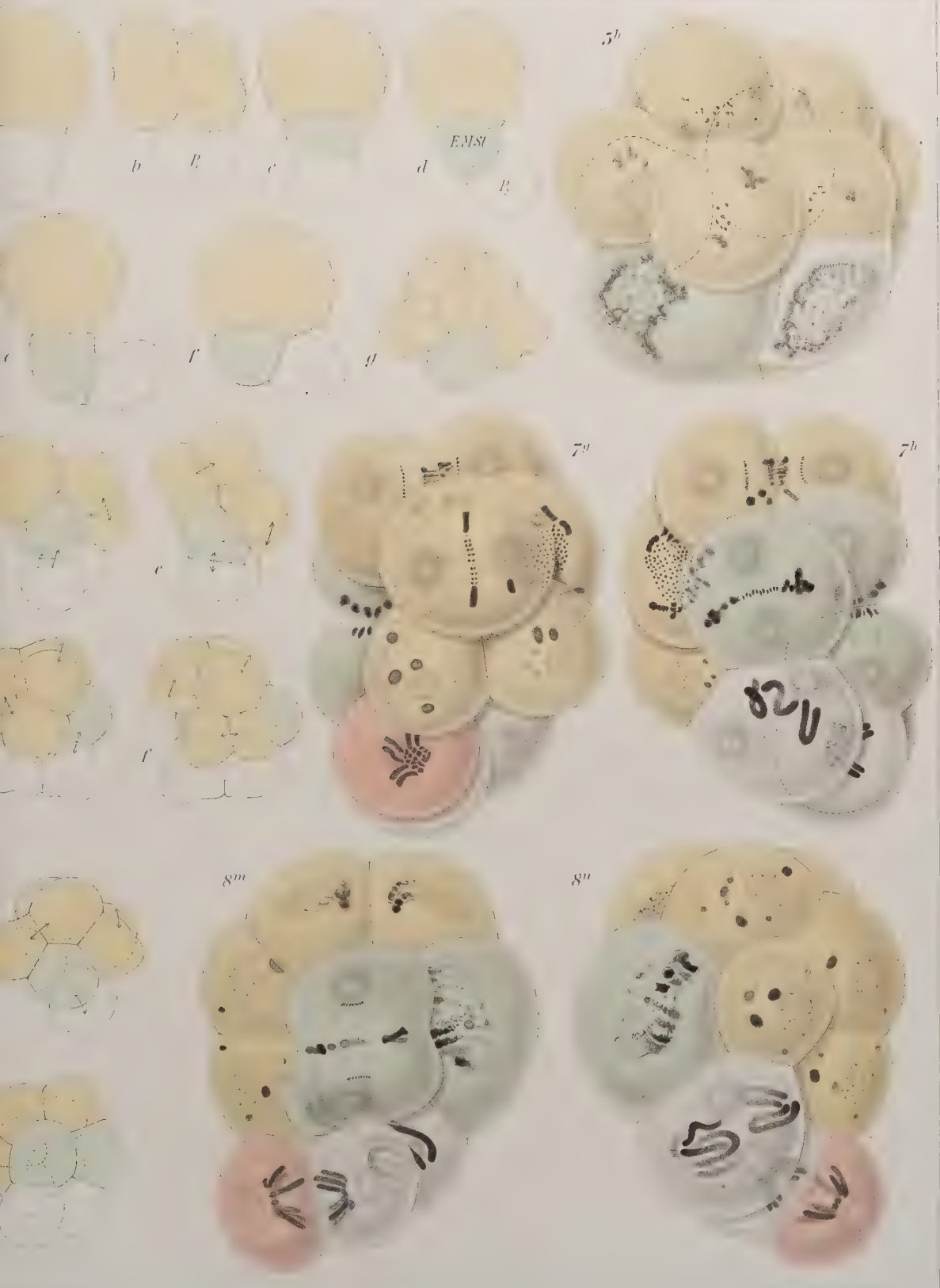
Fig. 38. Halber Ballkeim, konserviert. Die andere Hälfte war durch Uviollicht an der Entwicklung verhindert worden.

Fig. 39. Aelterer Ballkeim, konserviert, in seitlicher Ansicht.

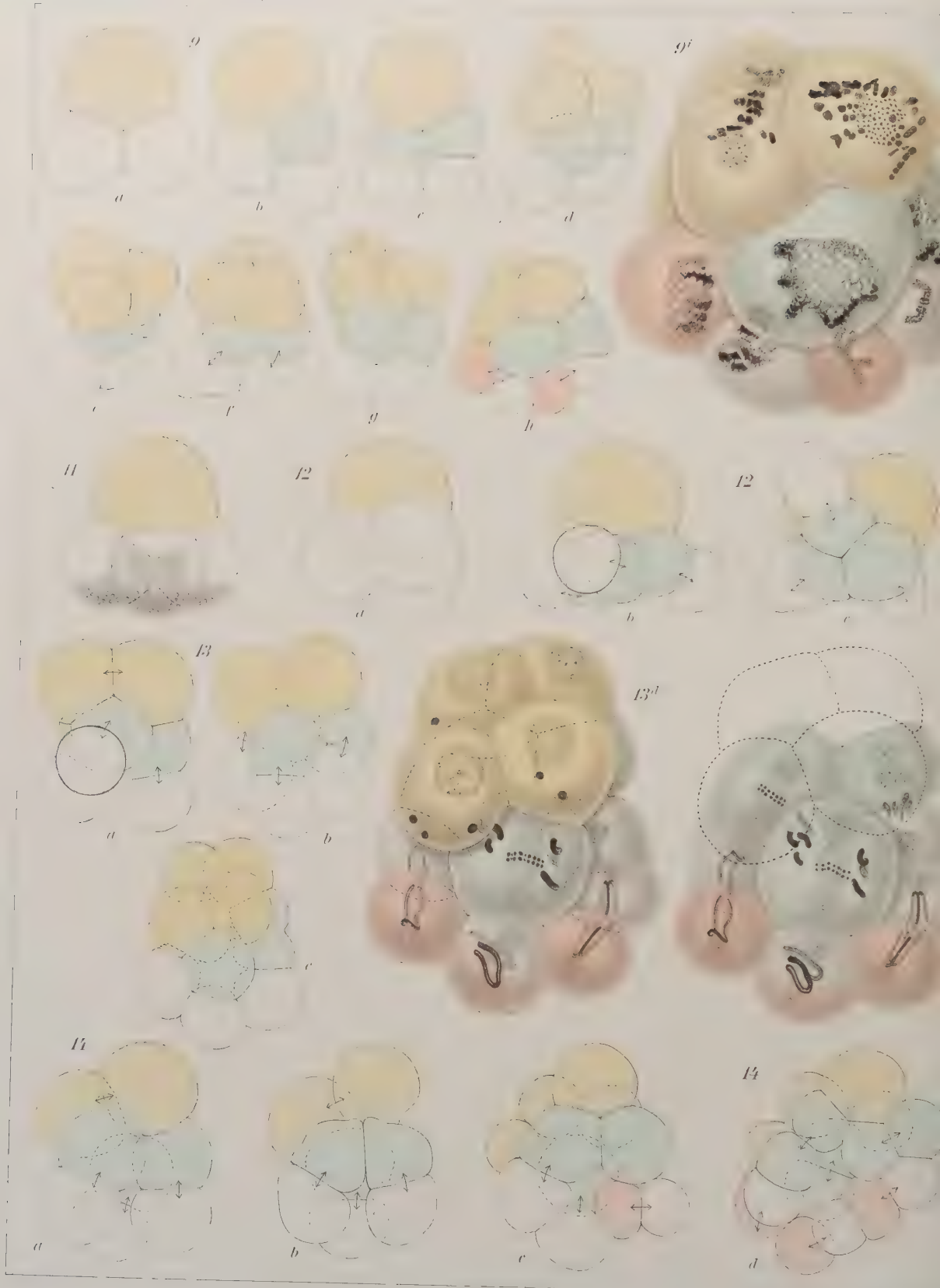

1
a
b
$P_1$
c
EMSt
$P_2$
d
e
g
h
MSt
E
$P_3$
C
i
k
2
a
$P_1$
b
EMSt
$P_2$
c
d
e
f
g
h
i
EMSt
$P_1$
C
k
3
a
b
c
d
$P_1$
EMSt
e
$P_2$
f

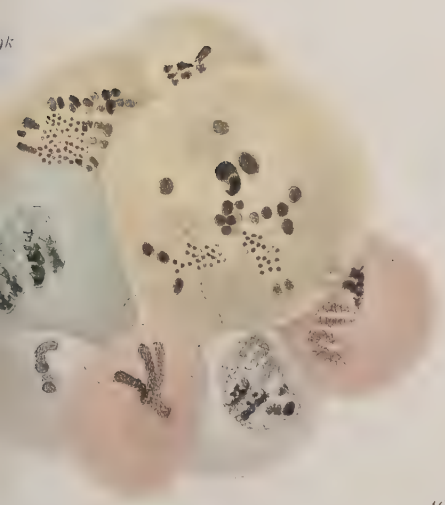
Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

5
a
b
c
d
EMSt
e
f
g
h
6
6g
7
a
b
c
d
e
f
d
8
a
b
c
d
f
g
h
i
k

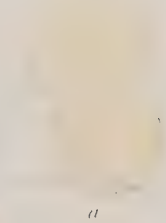



Werner u. Winter, Frankfurt a/M.


9
a
b
c
d
9f
e
f
g
h
11
12
a
b
12
c
13
a
b
c
13d
14
a
b
c
14
d



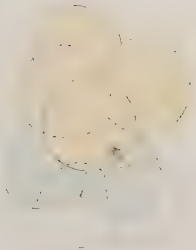
10



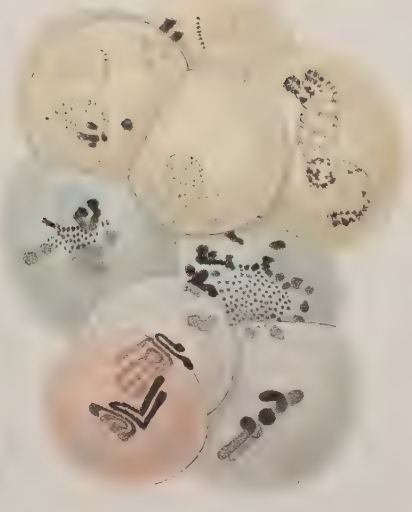
a

b

c



10f



10

e



f

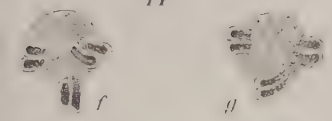
10

g

d

10b

14



f

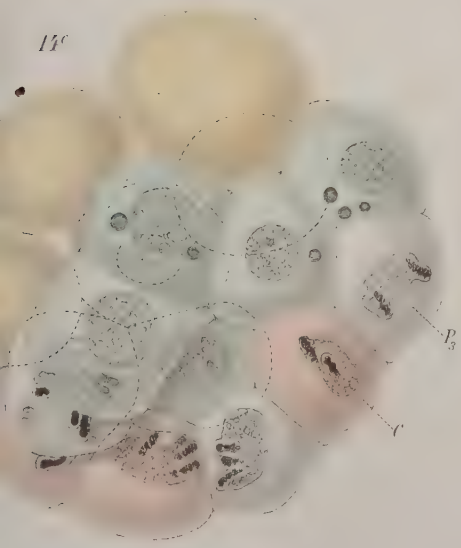


g

15a

15b

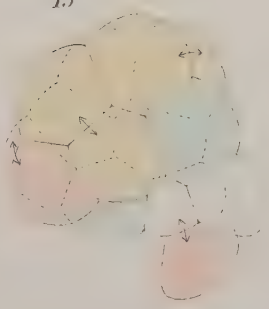
13c



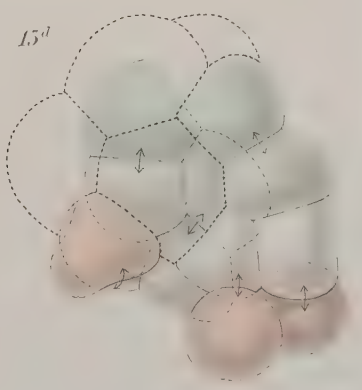
$P_3$

c

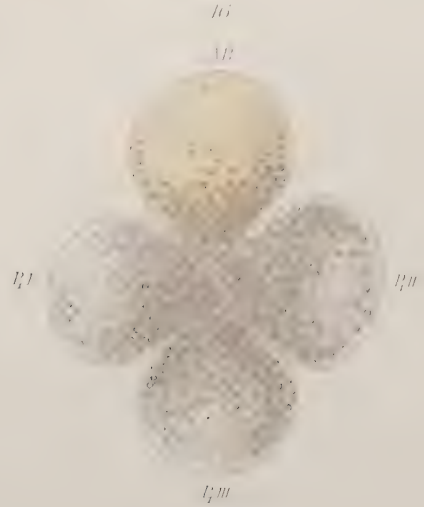
15c



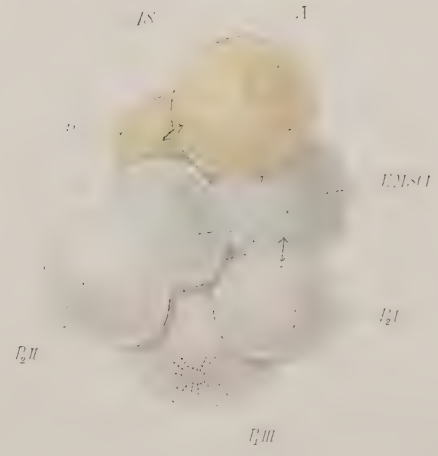
15d

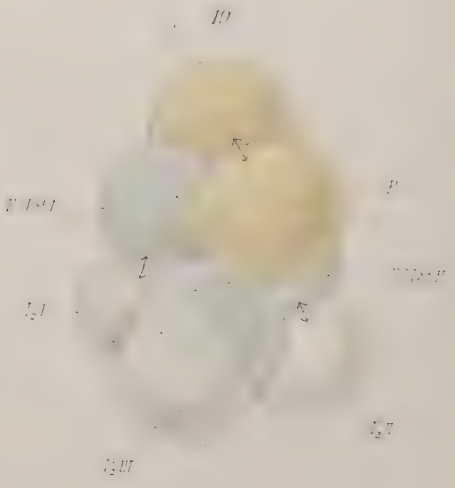


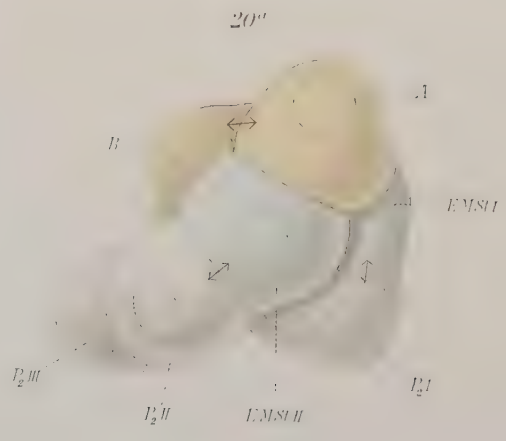
Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

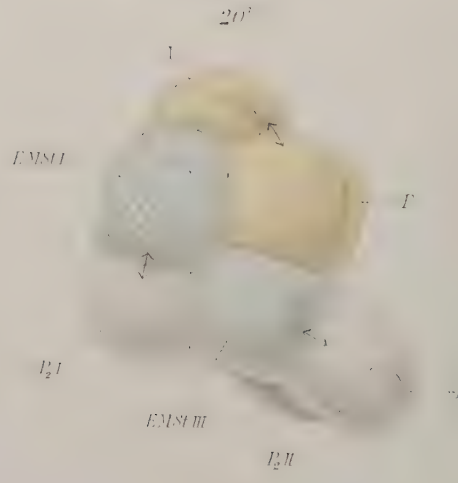

16
AB
P1I
P1II
P1III

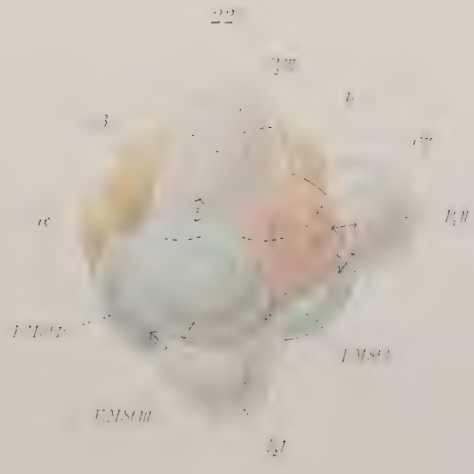
17
AB
P1I
P1II

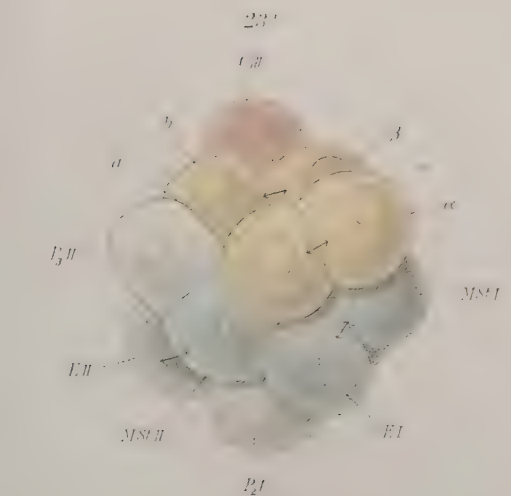

18
A
EMSII
P2I
P2II
P1III

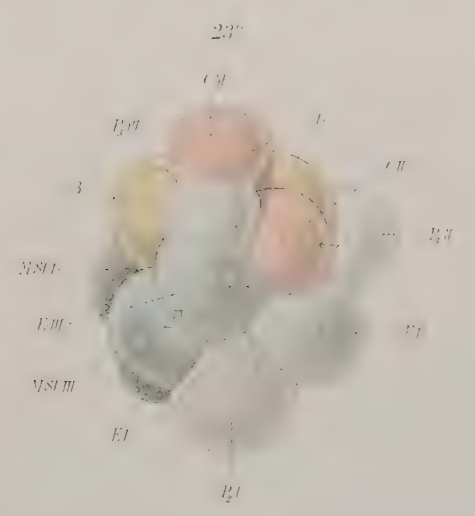

19
EMSII
P
P2I
P2III


20a
A
B
EMSII
P2III
P2II
EMSI II
P2I

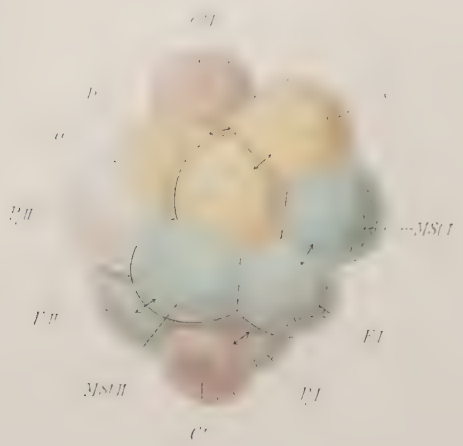

20b
EMSII
P
P2I
EMSI III
P2II



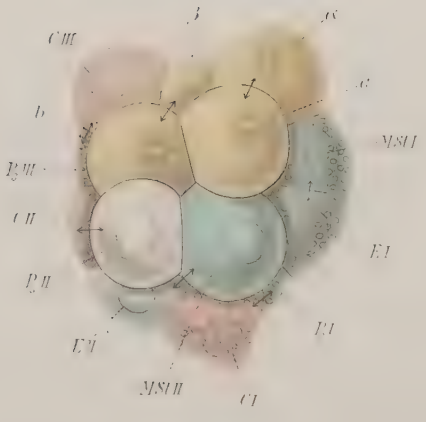




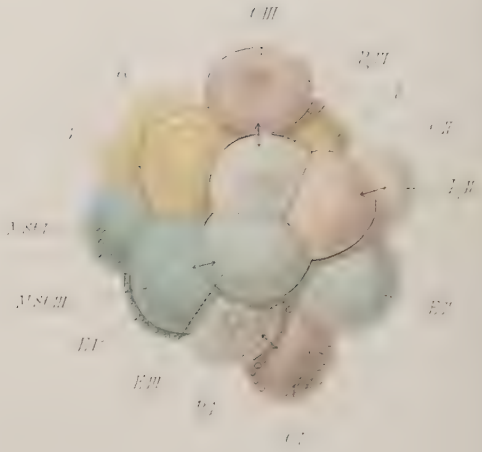
25′



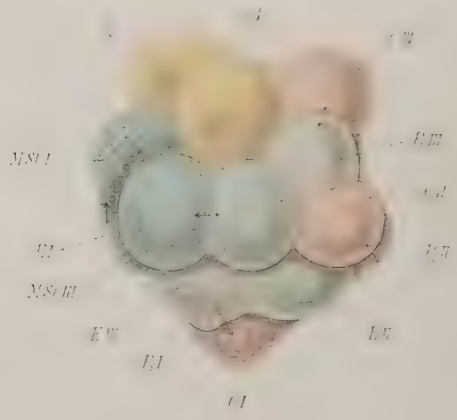

25″




25‴

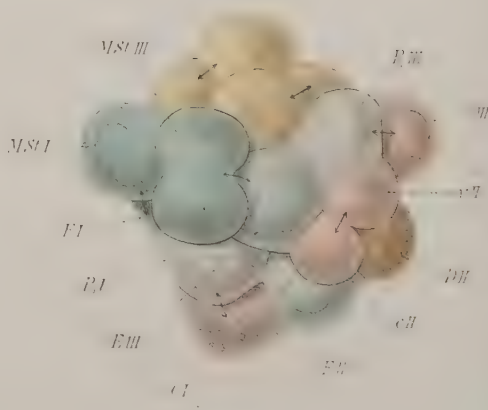



25ᵇ

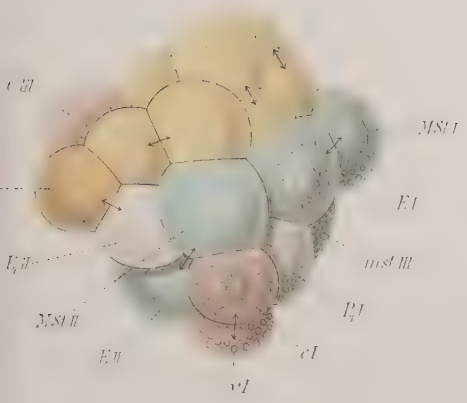



26ᵃ

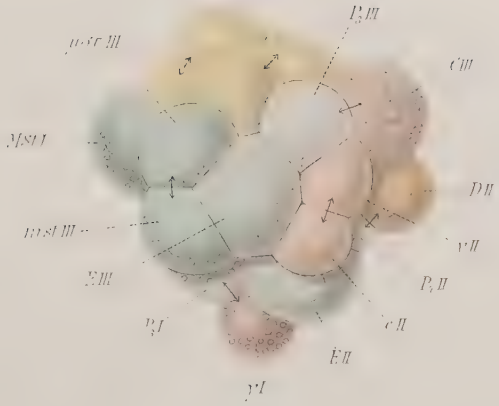
26‴



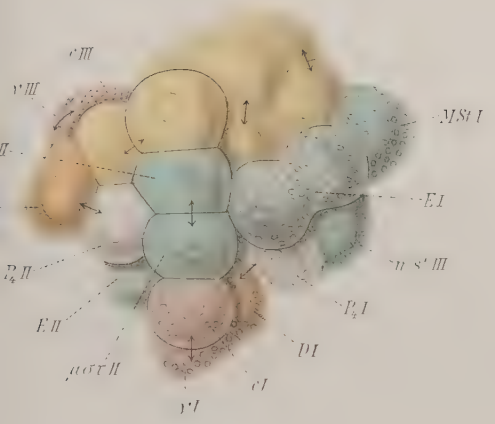
27a



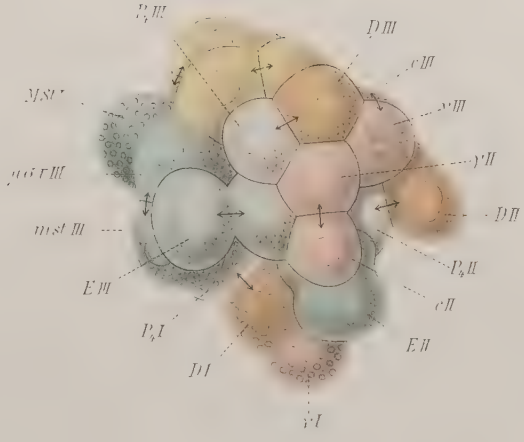

27b




28a




28b



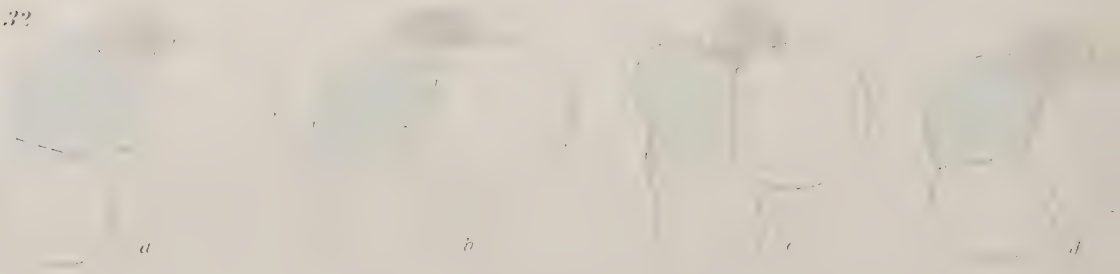

30

29

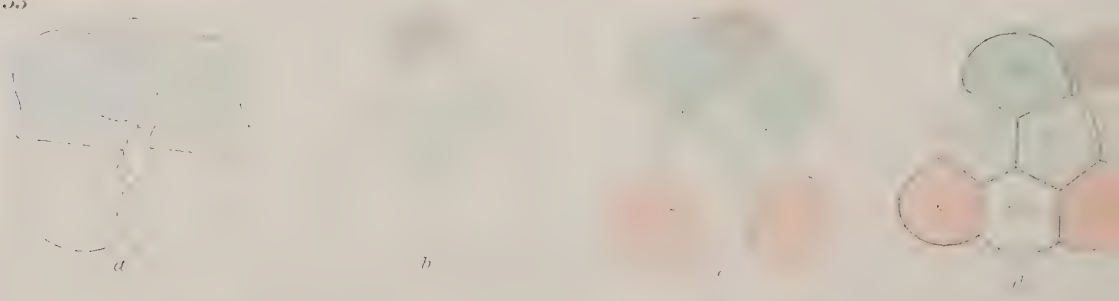
Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

31

32



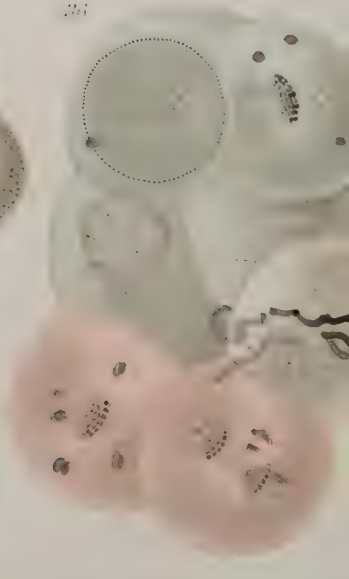
33

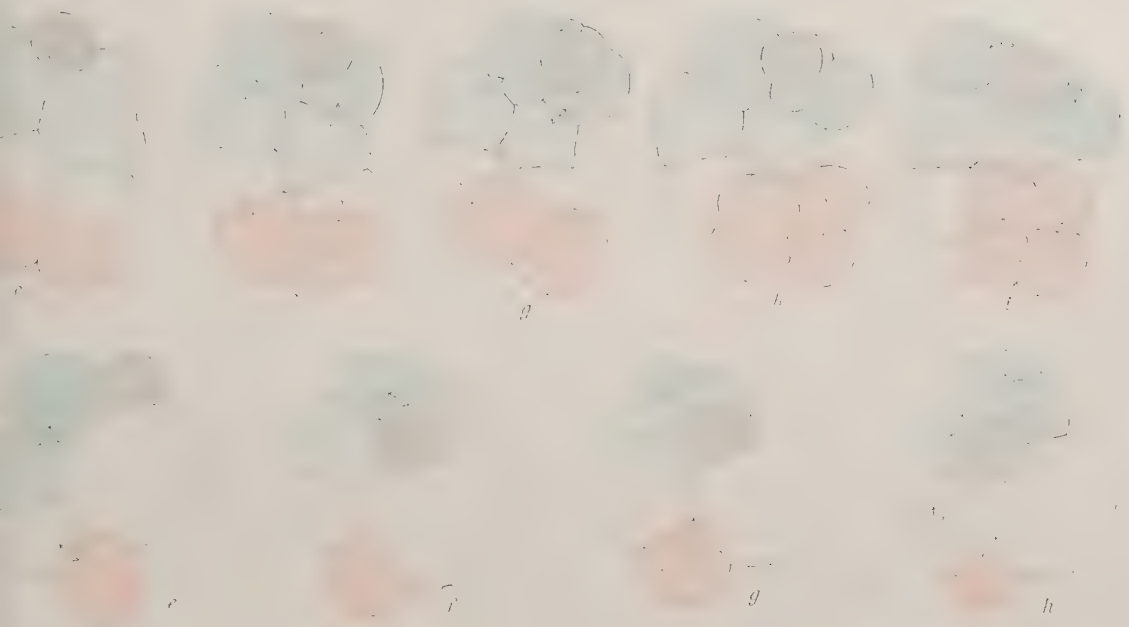


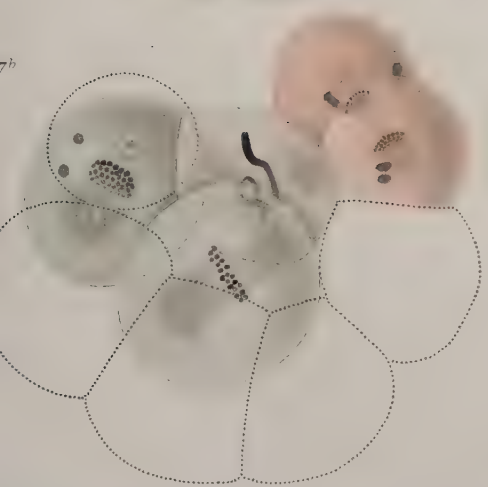
34

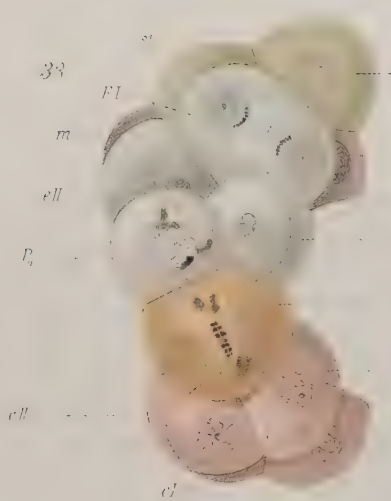
35

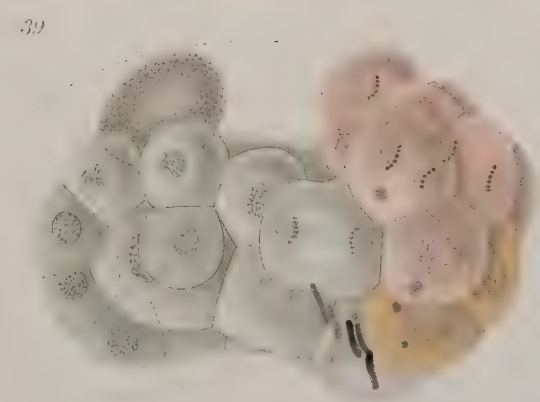
36











IX.

# Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen.

Von

F. Doflein,
München.

Mit Tafel 17—20 und 16 Textfiguren.

# Inhalt.


Seite

Einleitung . . . . . 217
1. Vorkommen von Leander xiphias und Leander treillanus . . . . . 218
2. Verhalten der gefangenen Tiere im Aquarium. Lebensdauer . . . . . 219
3. Die Färbung . . . . . 221
   a) von Leander xiphias . . . . . 221
   b) von Leander treillanus . . . . . 222
4. Das Zustandekommen der Färbung. Die Chromatophoren und Farbstoffe . . . . . 223
   a) bei Leander treillanus . . . . . 223
   b) bei Leander xiphias . . . . . 229
5. Farbenänderung der Leanderarten nach dem Tode . . . . . 231
6. Die Rolle der Färbung im Leben der Leanderarten. Beobachtungen und Experimente . . . . 233
7. Theoretische Deutung der Beobachtungen und Experimente über die Färbung der Leanderarten sowie Beobachtungen über die Färbung anderer Dekapoden (Bodenformen, pelagische, Hochsee- und Tiefseedekapoden) . . . . . 238
8. Stellung und Bewegung der Leanderarten. Aufbäumereflex, Bereitschaftsstellung und Suchgang . 248
9. Vergleich mit Tiefseegarneelen . . . . . 251
10. Funktion des Schwanzfächers . . . . . 252
11. Die Funktion der Abdominalbeine . . . . . 253
12. Bemerkungen über das Schwimmen bei den bathypelagischen Garneelen . . . . . 256
13. Fluchtreaktionen . . . . . 257
14. Beobachtungen über die Ernährung der Leanderarten . . . . . 259
15. Benehmen der normalen Garneelen beim Auffinden der Nahrung . . . . . 263
16. Verhalten der operierten Tiere . . . . . 265
17. Photorezeption bei den Leanderarten . . . . . 267
18. Vergleichende Untersuchungen über die Photorezeption bei einigen Dekapoden aus verschiedenen Meerestiefen . . . . . 270
19. Versuche zur Analyse der Chemorezeption . . . . . 274
20. a) Versuche zur Analyse der Tangorezeption. b) Funktion der Putzscheren. c) Muskelgefühl und Tasthaare. d) Tasthaare und Wasserbewegung bei Oberflächen- und Tiefseeformen . . . . 281
21. Individuelle Gewohnheiten und Dressurfähigkeit der Leanderarten . . . . . 287
Literaturverzeichnis . . . . . 290
Erklärung der Abbildungen . . . . . 291

## Einleitung.

Meine systematischen und morphologischen Studien über dekapode Crustaceen hatten in mir den Wunsch erweckt, die vielgestaltigen Formen dieser Tiergruppe und die verschiedenen Organtypen, welche ich an ihnen studiert hatte, im Leben zu beobachten. Zum Teil ging dieser Wunsch während meiner ostasiatischen Expedition in Erfüllung. Ich konnte bei einer großen Anzahl von Arten biologische Beobachtungen machen, von denen ein Teil in dieser Abhandlung mitgeteilt werden soll. Die Fülle des Materials und die Arbeitsbedingungen im fernen Land brachten es aber mit sich, daß jene Beobachtungen mehr gelegentlicher Natur waren und daß ihnen der methodische Zusammenhang fehlte. Ich nahm nun die Beobachtungen im Jahre 1909 im ozeanographischen Museum in Monaco wieder auf und setzte sie im Jahre 1910 dortselbst fort. In beiden Jahren verbrachte ich einen großen Teil der Monate März und April mit diesen Untersuchungen in den Laboratorien des ozeanographischen Museums. Durch das große Entgegenkommen sämtlicher Beamten dieses großartigen Instituts stand mir reichliches Material, auch von Tiefseeformen, zur Verfügung und ich konnte meine Untersuchungen unter den günstigsten Arbeitsbedingungen durchführen. Ich benutze die Gelegenheit, um S. Durchlaucht dem Fürsten von Monaco, sowie Dr. Richard, dem Direktor des ozeanographischen Museums, und Dr. Oxner, dem Leiter des Laboratoriums, meinen herzlichsten Dank für alle Hilfe und Förderung auszusprechen. Die vorzüglichen farbigen Abbildungen und die meisten sonstigen Figuren zu dieser Arbeit verdanke ich Herrn Dr. Ehrlich.

Meine Untersuchungen über Sinnesorgane der Krabben führten mich naturgemäß dazu, zunächst Beobachtungen über die Funktion dieser Sinnesorgane bei Dekapoden der verschiedenen Gruppen anzustellen. Dabei stellte sich nun bald heraus, daß man, um einigermaßen sichere Resultate zu erhalten, die gesamte Biologie einer zu untersuchenden Art genau kennen muß, um die bei den Versuchen eintretenden Reaktionen richtig beurteilen zu können. Viele Reaktionen verlaufen ganz anders, viele Organe werden ganz anders benützt, als man nach

dem Studium des toten Tieres voraussagen kann. So habe ich denn bald den Kreis der untersuchten Formen immer mehr eingeschränkt. Schließlich habe ich fast ausschließlich zwei Garneelenarten (Leander treillanus und L. xiphias) beobachtet, deren hauptsächliche Lebenserscheinungen im nachfolgenden geschildert werden sollen. In Zusätzen werde ich diejenigen Beobachtungen an verschiedenen anderen Dekapoden hinzufügen, welche durch den Vergleich mit der genauer studierten Form ein vertieftes Interesse gewinnen können.

Freilich ist mir im Verlauf der Untersuchung immer mehr klar geworden, daß es sich bei der vorliegenden Arbeit nur um die erste einer Reihe von Untersuchungen handelt, von denen ich hoffe, daß ich oder andere sie durchführen werden, um in unser Wissen von den Lebenserscheinungen der hochstehenden und komplizierten dekapoden Krebse diejenige Klarheit zu bringen, welche durch die Kenntnis der Gesetzmäßigkeiten hervorgebracht wird.

Viele meiner Beobachtungen sind an einer zu geringen Anzahl von Exemplaren gewonnen oder über zu kurze Zeit ausgedehnt, wie das bei dem kurzen Ferienaufenthalt nicht anders möglich ist. Aber die Formulierung meiner Resultate und der auf sie basierten Schlußfolgerungen führt hoffentlich die Diskussion und nähere Untersuchung der betreffenden Fragen herbei und dient somit auf die eine oder die andere Weise zur Feststellung der tatsächlichen, gesetzmäßigen Zusammenhänge.

## 1. Vorkommen von Leander treillanus (Risso) und L. xiphias (Risso).

Diese beiden an der Riviera häufigen Garneelen kommen längs der Küste an vielen Orten vor; sie werden viel gefangen und auf den Markt gebracht, um als Nahrung oder als Köder für den Fischfang zu dienen. Sie kommen auf sandigem und steinigem Grund vor, vorausgesetzt, daß sich reichliches Pflanzenwachstum vorfindet. Bei Tag sieht man sie dann ruhig zwischen den Pflanzen sitzen, wohl auch an den Aesten und Zweigen der Tange sich anklammernd. Sie kommen auch sehr viel auf sandigem Boden auf den Posidoniagründen vor, wo sie zwischen den Pflanzen oft massenhaft sitzen. Man fängt sie da bei Nacht mit einem kleinen Schleppnetz. Daß man sie bei Nacht besonders leicht fängt, ist offenbar dadurch bedingt, daß sie zu dieser Zeit das Netz und das Boot nicht so leicht wahrnehmen können.

Ich muß hervorheben, daß der Fang nicht etwa bei Licht (Fackeln) geschieht, wie der Fang gewisser Fische, Cephalopoden etc. Die Dunkelheit ist es, welche den Fang begünstigt. Sie werden auch in Reusen gefangen, in denen tote Fische als Köder niedergelegt sind. Es ist dies eine Methode, welche auch andere

Garneelenarten in großen Mengen zu fangen gestattet. Bekannt sind ja die guten Resultate, welche der FÜRST VON MONACO mit seinen Tiefseereusen erzielte, in denen er oft für sehr selten geltende Tiefseegarneelen in Hunderten von Exemplaren fing.

## 2. Verhalten der gefangenen Tiere in den Aquarien.

Frisch gefangene und in die Aquarien eingesetzte Exemplare von L. treillanus und xiphias sind im Anfang etwas unruhig und sind sehr erregbar. Doch gewöhnen sie sich sehr schnell an ihren neuen Aufenthaltsort und beginnen bald ein sehr gleichmäßiges Leben zu führen. Sie sitzen bei Tag oft lange Zeit ganz ruhig an einem Ort. Ist das Aquarium gut mit Steinen und Pflanzen besetzt, so sieht man die Tiere oft in einer Spalte zwischen Steinen, wohl auch zwischen Tangen und Algen verborgen. Doch zeigen sie keine ausgesprochene Tendenz, sich zu verbergen. In den großen Schauaquarien sieht man sie auf den Felsen oder auf dem Sand ganz exponiert sitzen. Oft sitzen sie an der vorderen Glaswand, bald in deren oberer, bald in deren unterer Ecke. Nicht selten sitzen sie stundenlang mit nach der Seite oder nach unten gekehrtem Rücken.

Niemals sieht man sie längere Zeit umherschwimmen, stets kehren sie nach kurzer Zeit zu irgendeinem festen Gegenstand zurück. Auch kann man eine gewisse Tendenz bei ihnen wahrnehmen, einen Ort aufzusuchen, an welchem sie mit verschieden gerichteten Flächen ihrer Umgebung in Berührung treten können. Ecken, Winkel, rauhe Steine werden sehr gern zu langdauerndem Aufenthalt ausgewählt.

Die Tiere sitzen nun an ihrem Aufenthaltsort vollkommen ruhig, in einer nachher zu schildernden Stellung. Sie rühren kein Glied, nur die für die Bewegung des Atemwassers notwendige Strudelung mit den Epipoditen der Mundgliedmaßen findet statt. Besonders im Anfang ihres Aufenthalts im Aquarium sind nun die Tiere für alle möglichen Reize sehr empfindlich. Jede kleine Aenderung in ihrer Umgebung veranlaßt sie zu Bewegungen. Ist der Reiz einigermaßen stark gewesen, so bewegen sie sich mehr oder weniger schnell und weit von der Stelle.

Aber auch abgesehen von diesen durch für uns erkennbare Reize veranlaßten Bewegungen findet bei Tag bei den normalen Tieren im Aquarium eine fast periodische Aufnahme der Bewegung statt. Beobachtet man die Tiere längere Zeit sorgfältig aus der Entfernung, so nimmt man wahr, daß, ohne daß für uns wahrnehmbare Veränderungen in der Umgebung erfolgt wären, plötzlich eines der Tiere Bewegungen mit den Antennen, den Mundgliedmaßen, den Putzfüßen beginnt, sich darauf langsam in Bewegung setzt, eventuell ein paarmal hin und

her marschiert, wobei es mit sehr langsamen Bewegungen nur eine kleine Strecke zurücklegt. Schließlich bleibt es an einem beliebigen Ort wieder für 5, 10, 15 Minuten stehen, worauf eine entsprechende, kurze Beweglichkeitsphase einsetzt. Ich habe diese periodische Beweglichkeit oft und bei sehr vielen Exemplaren beobachtet.

Es ist allerdings nicht ohne weiteres klar, ob wir es bei dieser Erscheinung mit einer wirklichen Periodizität zu tun haben, oder mit einer Auslösung der Bewegungen durch bestimmte, für uns nicht wahrnehmbare Reize. Um darüber mir klarer zu werden, habe ich eine Anzahl von Beobachtungen gemacht. Ich habe Individuen, welche an einer bestimmten Stelle in den großen Aquarien saßen, längere Zeit unter Beobachtung behalten und konnte dabei feststellen, daß bisweilen $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden vergehen, ohne daß sie eine erhebliche Bewegung machen. Auch konnte ich manchmal feststellen, daß Individuen, deren Ort und Stellung ich mir genau angemerkt hatte, noch nach Stunden unverändert waren. In einigen Fällen ließ sich nachweisen, daß diese Individuen vor der Häutung waren, in anderen war kein besonderer Grund für die andauernde Unbeweglichkeit ersichtlich.

Ich kann daher nicht mit aller Bestimmtheit entscheiden, ob die bei den in den Zimmeraquarien gehaltenen Individuen beobachtete periodische Beweglichkeit nur innere Ursachen hat, oder jeweils durch besondere äußere Ursachen ausgelöst wird. Die Hauptsache ist, daß eine solche periodische Beweglichkeit tatsächlich existiert, denn wir werden später sehen, daß sie für das Leben der Tiere von besonderer Wichtigkeit ist, denn durch sie werden sie in die Lage versetzt, Futter zu finden usw.

Meist fressen die Leander sehr gut in den Aquarien und es ist daher leicht, sie am Leben zu erhalten. Sie leben sicherlich jahrelang in der Gefangenschaft. So sind z. B. Tiere, welche ich im Jahre 1909 in die Aquarien eingesetzt hatte, im Jahre 1910, also nach 12 Monaten, noch am Leben gewesen. Unter anderen war ein Exemplar noch vorhanden, welchem ich das Rostrum amputiert hatte und welches noch vollkommen frisch und lebendig war, ohne indessen den verlorenen Teil regeneriert zu haben. Die Regenerationsversuche von HERBST und anderen haben ebenfalls Tatsachen ergeben, aus denen hervorgeht, daß die Tiere jedenfalls ca. 2 Jahre im Aquarium leben können, ohne an Lebensenergie erheblich einzubüßen. Die Individuen, mit denen die Versuche gemacht wurden, waren schon ausgewachsen, als sie eingefangen wurden. Da man für die Zeit der pelagischen Larvenentwicklung und des Heranwachsens von der recht kleinen Larve zum 7—8 cm (L. xiphias) und 10—12 cm (L. treillanus) langen Tier mindestens 2 Jahre rechnen muß, so ergibt sich für diese Tiere eine ganz stattliche Lebensdauer.

Charakteristisch ist, daß die Tiere nur bei Tag in den Aquarien fressen. Bei Tag, selbst bei hellem Licht, fressen sie ohne weiteres und nehmen auch dann

Nahrung an, wenn sie nicht sehr ausgehungert sind. Ich habe nie feststellen können, daß abends ins Aquarium geworfene Nahrung während der Nacht gefressen worden wäre. Diese Tatsache, die oben erwähnten Fangmethoden der Fischer und schließlich die Gesamtheit der Reaktionen und des Benehmens der Tiere läßt erkennen, daß wir es in ihnen offenbar mit ausgesprochenen Tagtieren zu tun haben, im Gegensatz zu vielen Brachyuren, welche Nacht- oder Dämmerungstiere sind. Vor allen Dingen sind hierfür auch charakteristisch die Reaktionen auf die Richtung des einfallenden Lichts, von denen unten die Rede sein wird. Im allgemeinen läßt sich in den gewöhnlichen Aquarien kein richtender Einfluß der Lichtstrahlen auf die Stellung oder Körperhaltung der Tiere erkennen, auch die Bewegungen scheinen durch das Licht nicht wesentlich beeinflußt zu sein. Das hat seine Ursache in der diffusen Beleuchtung der Aquarien, in dem Vorhandensein verschiedenartiger Licht-reflektierender Oberflächen und vielleicht auch in der Kombination des Lichtreizes mit Thigmotropismus.

## 3. Die Färbung.

### a) Leander xiphias.

L. xiphias ist in der Umgebung von Monaco im Grundzug der Färbung dunkelgrün. Doch kommen, wenn auch seltener, auch braungelbe Individuen vor. Letzere sind sehr transparent und zeigen überall da, wo die typischen Exemplare grün sind, mehr gelbliche Färbung. Manche Individuen lassen am Cephalothorax eine Zeichnung erkennen, welche dadurch bedingt ist, daß die grüne Färbung hauptsächlich in Längslinien angeordnet ist. Diese Zeichnung erinnert sehr an die allerdings braune Cephalothoraxzeichnung von L. treillanus. Sie ist aber bei weitem nicht bei allen Exemplaren erkennbar. Die Färbung ist bedingt durch die zahlreichen Chromatophoren, welche den sonst farblosen, durchsichtigen oder durchscheinenden Körper bunt erscheinen lassen. Schon mit bloßem Auge erkennt man die zahlreichen feinen Punkte, welche den Körper übersäen. Der Hauptteil des Körpers ist in der Regel also dunkelgrün, manche Randpartien sind oft rötlich oder blau gefärbt. Stark blau sind vielfach der Schwanzfächer, die Gegend des Rostrums, die Blattanhänge der äußeren Antennen, manchmal Teile der Gliedmaßen, besonders die basalen Teile. An den Rändern der Abdomensegmente, besonders aber an den ventralen Rändern von Cephalothorax und Abdomen geht das Grün in eine bräunliche Färbung über. Auf dem Rücken des Abdomens findet man vielfach einige braune Flecken. Ganz regelmäßig vorhanden ist eine Reihe von braunen oder auch roten Flecken, welche sich an den Seiten des Abdomens finden. Sie liegen jederseits auf dem 1.—6. Segment

jedesmal am Vorderrand des Segments auf einer kleinen knopfförmigen Verdickung, welche in einen Ausschnitt des vorangehenden Segments eingelassen ist. Knopf und Ausschnitt dienen als Führungsscharnier bei den Bewegungen der Abdominalsegmente gegeneinander. Auf den Abdominalschildern finden sich bisweilen noch stark weiße Flecken.

Die Gliedmaßen sind „geringelt"; das gleiche gilt von den Antennenfäden. In ringförmigen Bändern sind sie braun und weiß gestreift. Die braunen Ringe sind meist breiter als die weißen. Bei den Antennenfäden geht das Braun nicht selten in Rot über. An den Beinen geht es eher in Grün über. An den Enden der einzelnen Beinglieder ist meist ein deutlicher, goldgelb gefärbter Ring vorhanden. Die Enden der Scheren sind gelbbraun gefärbt. Die gleiche Färbung findet sich überall da, wo ein stärkerer Haarbesatz vorhanden ist, denn die Haare sind goldgelb, manchmal auch violettbraun im Chitin gefärbt.

Die Augen sind schwärzlich und lassen einen roten Ton deutlich durchschimmern.

## b) Leander treillanus.

Der Gesamtcharakter der Färbung dieser größeren Art ist ein mattes Gelb mit braunen oder violetten Flecken und Bändern. Am Hinterleib finden sich in der Mitte des 2., 3., 4. und 5. Segmentes je zwei oder drei schmale Querbänder, welche dunkelviolett gefärbt sind. Auf dem 6. Abdominalsegment finden sich ähnlich wie auf dem Cephalothorax schief verlaufende Längsbänder, welche braun bis violett gefärbt sind. Alle diese Bänder sind schmale Striche. An den basalen Teilen der Antennen, am Hinterrande des Schwanzfächers und hier und da auch am Abdomen und an den Gliedmaßen kommen dunkelrote Färbungen in geringer Ausdehnung vor. Sie sind aber unregelmäßige Vorkommnisse. Ganz konstant und recht auffallend ist aber das Vorkommen rein blauer Töne. Bei allen Exemplaren sind sie an den Gliedmaßen, besonders den großen Scheren, erkennbar, auch am Schwanz, in den Blattanhängen der äußeren Antennen, oft auch an den Seiten des Abdomens ist Blau erkennbar. Es variiert bei den einzelnen Individuen stark nach Intensität und Ausdehnung. Es ist stets vorhanden und die mikroskopische Untersuchung lehrt, daß es als Untergrund der braunen und violetten Flecke am Körper weit verbreitet ist.

Die Antennen sind fast ganz braun gefärbt; an den Geißeln ist eine feine Ringelung dadurch hervorgebracht, daß die Färbung am Vorderrand jedes Rings dunkler ist und nach hinten zart abblaßt. Die Extremitäten sind rotbraun oder violett und weiß oder blau gebändert; auch bei dieser Art sind die Gelenkenden gelb.

Die Augen sind schwärzlich und zeigen einen bräunlichen Schimmer.

Auch bei dieser Art finden sich in wechselnder Anzahl und Größe an den Seiten des Abdomens weiße Flecken, welche undurchsichtig, stark lichtbrechend und sehr auffallend sind.

---

Die Färbung besitzt bei den beiden Arten im großen und ganzen den geschilderten Gesamtcharakter, variiert aber bei den einzelnen Individuen. Man findet blassere und dunklere Individuen, solche, bei denen das eine oder das andere Färbungselement vorwiegt. Auch bei dem einzelnen Individuum kommen Aenderungen in der Färbung vor, welche zwar nicht so beträchtlich sind, wie sie für Virbius und einige andere Formen beschrieben worden sind, aber immerhin unsere Beachtung verdienen.

Ehe wir aber diese Veränderungen und die biologische Auslegung der Färbung der beiden Arten erörtern, müssen wir zunächst das Zustandekommen der Färbung, die Farbelemente etc. besprechen.

## 4. Zustandekommen der Färbung. Die Chromatophoren und Farbstoffe.

### a) Bei Leander treillanus.

Wir besprechen diese Art zuerst, weil sie etwas einfachere Verhältnisse zeigt als L. xiphias. Betrachten wir ein Exemplar mit einer nicht zu schwachen Lupe, so erkennen wir sogleich, daß die Färbung durch eine Menge feiner Punkte bedingt ist, welche an den verschiedenen Teilen des Körpers eine verschiedene Größe, Form und Dichte der Anordnung besitzen. Sie haben verschiedene Farben und außerdem zeigen das Chitin und das darunter gelegene Gewebe an einzelnen Stellen eine diffuse Färbung. Durch die Mischung der einzelnen Farbelemente in verschiedener Kombination und in verschiedenen Mengenverhältnissen kommt die Färbung des Tieres mit ihren Zeichnungselementen und Nuancen zustande. Die Grundlage des Ganzen bildet das durchsichtige, glashelle Chitin und das fast durchsichtige, wenigstens sehr klar durchscheinende Muskelfleisch des Tieres. Die übrigen Organe sind ebenfalls alle durchscheinend. Der Größe entsprechend ist allerdings diese Form nicht ganz so durchsichtig wie L. xiphias.

Bei beiden Arten ist aber leicht ein Phänomen nachzuweisen, welches recht auffallend ist. Wird das Tier irgendwie stark gereizt, nimmt man es zum Wasser heraus, fällt es einem hin, oder operiert man ihm irgendein Organ, so tritt eine plötzliche mehr oder minder starke Trübung in seinem Innern auf. Diese Trübung scheint hauptsächlich auf die Blutflüssigkeit sich zu beschränken, sie sieht flockig aus und als Ganzes wirkt die Trübung im Innern des Körpers wolkig. Bei Tieren,

welche sich von dem erfahrenen Schock erholen, verschwindet sie nach $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde wieder mehr oder weniger vollständig.

Bei Tieren, welche sich nicht erholen, nimmt die Trübung zu, bis das Innere schließlich ganz opak geworden ist. Aber selbst bei Individuen, welche ganz milchweiß geworden sind, kann die Bewegung der Epipoditen und einzelner Gliedmaßen noch vorhanden sein.

Uebrigens habe ich gelegentlich solche Trübungen im Innern bei sonst ganz normalen Tieren auftreten sehen. Mehrmals war dies bei Tieren der Fall, welche vor der Häutung standen. Doch habe ich bisher keine Gesetzmäßigkeit konstatieren können, welche auf bestimmte physiologische Zusammenhänge schließen ließe.

Die Durchsichtigkeit der Gewebe bringt es mit sich, daß manche Organe sehr deutlich durchschimmern und wir werden nachher bei der Besprechung der Funktion von Magen, Leber und Darm sehen, welchen Vorteil für die Beobachtung dieser Umstand gewährt.

Nicht am ganzen Körper sind übrigens das Chitin und das darunter liegende Gewebe farblos durchsichtig. An manchen Stellen, vor allem überall, wo es verdickt ist, ist das Chitin gelb oder braungelb gefärbt. Es ist dies der Fall an den Rändern der verschiedenen Platten des Hautpanzers, an den Gelenken und Scharnieren, an den Antennen und überall da, wo größere Büschel fester Haare vorhanden sind, welche die gelbe Farbe des dickeren Chitins besitzen. Besonders auffällig kann man diese Chitinfärbungen an den abgeworfenen Panzern nach der Häutung erkennen. Diese sind nämlich durchaus nicht immer glashell farblos, sondern besonders an den Gelenken, an den Rändern des Abdomens, des Telsons, der Antennenschilder etc. gelb, braun und selbst manchmal rotbraun gefärbt; die Antennen der Exuvie sind oft noch vollkommen geringelt.

Die Hypodermis ist an vielen Stellen mit einem blauen Farbstoff durchsetzt, von dem wir gleich noch eingehender sprechen werden.

Alle übrigen Färbungen des Körpers sind durch die Chromatophoren bedingt. Es sind dies rhizopodenähnlich verästelte Gebilde, auf deren histologische Beschaffenheit ich zunächst nicht eingehen kann. Sie zeigen eine zentrale Masse, in welcher das farbige Pigment in einem dicken Ballen konzentriert ist, und von dieser zentralen Masse gehen die Verästelungen aus, welche ich zur Abkürzung des Ausdrucks als Chromorhizen bezeichnen will. Manche Chromatophoren haben sehr zahlreiche solche Chromorhizen, welche dann sehr fein verästelt sind, manche weniger, die dann meist gröber sind. Es gibt große und kleine solche Chromatophoren; manche sind so groß, daß man sie gut mit bloßem Auge erkennt, manche sind so klein, daß es starker Vergrößerungen bedarf, um ihre Verästelungen wahrzunehmen (vgl. hierzu die Figuren der Taf. 18 und 19).

Der Farbstoff kann zum großen Teil in den zentralen Klumpen vereinigt sein; dieser erscheint dann sehr dunkel und die Chromorhizen sind dann verhältnismäßig blaß. Bei Chromatophoren, deren Chromorhizen reich verästelt, sehr gut entwickelt und mit Pigment reichlich beladen sind, ist der zentrale Klumpen oft minimal entwickelt oder ganz verschwunden.

Bei mikroskopischer Untersuchung entdeckt man nun zunächst drei Arten von Chromatophoren: gelbe, weiße und purpurrote. Die gelben und weißen sind in geringerer Anzahl vorhanden, die roten sind bei weitem die häufigsten.

Gelbe Chromatophoren finden sich an den verschiedensten Stellen des Körpers vereinzelt vor. In größerer Anzahl sind sie an den Gelenken der Thorakalbeine vorhanden, wo sie im Verein mit der gelblichen Färbung des Chitins die auffallenden gelben Ringe verursachen, von denen ich oben gesprochen habe.

Ich glaube mit Bestimmtheit angeben zu können, daß es rein gelbe Chromatophoren gibt. Der gelbe Farbstoff ist so hell, daß er sicherlich etwa vorhandenes andersfarbiges Pigment nicht verdecken könnte (Taf. 19, Fig. 19).

Der Farbstoff ist in größeren und kleineren Partikeln vorhanden; und zwar sind hauptsächlich im zentralen Teil gröbere Partikel vorhanden, während in den peripheren Teilen der Chromorhizen immer feinere Partikelchen sich finden. Doch liegen auch manchmal scheinbar ganz isoliert größere Farbstoffklumpen zwischen den Chromorhizen. Wo der Farbstoff in ganz feiner Verteilung vorhanden ist, macht er vollkommen den Eindruck eines feinen Pulvers. Die größeren Partikel sind deutlich als Tropfen zu erkennen, man kann bei Druck erkennen, daß sie untereinander und mit den kleinen Partikelchen zu größeren Tropfen zusammenfließen. Die größeren Tropfen sind mehr dunkelorange gefärbt, während die kleinen Partikel blaßgelb und bei feiner Verteilung kaum sichtbar sind. Sie sind nämlich durchscheinend und vielfach selbst vollkommen durchsichtig.

Es ist möglich, daß die rein gelben Chromatophoren die einzigen monochromatischen Chromatophoren am Körper der Crevetten sind. Es sieht zwar oft aus, als seien die roten Chromatophoren monochromatisch (Taf. 17, Fig. 5–7). aber da Gelb von Rot sehr leicht überdeckt wird, so läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob nicht eine kleine Quantität gelben Pigments neben dem roten vorhanden ist. In allen von mir genauer untersuchten Fällen waren bei L. treillanus die roten Chromatophoren polychromatisch und enthielten gelben Farbstoff in geringerer Quantität neben dem überwiegenden roten Farbstoff.

Die roten polychromatischen Chromatophoren sind nun bei weitem die zahlreichsten am Körper des L. treillanus. Sie sind über seine ganze Oberfläche verbreitet. An den schmalen Stellen, auf Antennen, Beinen und sonstigen Anhängen sind sie oft lang bandförmig ausgezogen, während sie auf den Flächen des Körpers zu prachtvollen, reich nach allen Seiten verzweigten Rosetten entfaltet sind. Ueber

den Cephalothorax, die Ringe des Abdomens und die glatten Anhänge des Körpers sind kleine und mittelgroße rote Chromatophoren verteilt, während an den Rändern des Cephalothorax, der Abdominalglieder etc., überall wo Bänder und Flecken in der Zeichnung des Tieres auftreten, die Chromatophoren nicht nur dichter stehen, sondern auch viel größer, reichlicher verzweigt und stattlicher ausgebildet sind. An solchen Stellen sind sie auch in der Regel mit dem blauen Farbstoff kombiniert (vgl. Taf. 19, Fig. 18).

Ich unterscheide 1) rote Chromatophoren, an denen ich nur roten Farbstoff wahrnehmen kann, 2) solche mit einzelnen gelben Chromorhizen und 3) solche, bei denen der rote Farbstoff neben dem gelben zurücktritt.

In den ersteren (Taf. 17, Fig. 5—7) ist der Farbstoff in ähnlicher Form vorhanden, wie in den rein gelben Chromatophoren. Der rote Farbstoff ist in Tropfen und Schollen vorhanden. Er macht den Eindruck, als sei er weniger flüssig als der gelbe Farbstoff, da die einzelnen Partikel sehr verschiedenartige Formen besitzen, und nicht so sehr die Neigung zeigen, Kugelform anzunehmen.

Uebrigens erkennt man die Verteilung in Klumpen und Tröpfchen nur an den äußersten Verzweigungen der Chromorhizen, wo vielfach Tröpfchen losgelöst von der Hauptmasse im Gewebe liegen. Die Hauptmasse des Farbstoffs ist in eigenartigen, sehr homogen aussehenden Strängen vereinigt. Die Zähflüssigkeit läßt sich auch schon aus der relativ großen Lichtbrechung erschließen. Die rot gefärbte Substanz ist stets viel weniger durchsichtig, als die gelbe es gelegentlich sein kann. Die Anordnung der Substanz läßt darauf schließen, daß sie flüssig, aber von großer Viskosität ist. Es ist auch schon im frischen Präparat erkennbar, daß die farbige Substanz ihre eigenartig verzweigte Anordnung der Anlehnung an eine präformierte Struktur verdanken muß (vgl. Taf. 19, Fig. 20).

Im allgemeinen gehen von einer zentralen Masse nach allen Richtungen einer Ebene, welche der äußeren Oberfläche des Tieres so ziemlich parallel ist, eine größere Anzahl starker Stränge aus.

Diese Hauptstränge sind oft bandförmig abgeplattet, an der Basis erkennt man ihre Zusammensetzung aus einer Anzahl feiner Stränge. Die ersten Hauptverzweigungen beruhen auf dem Umbiegen dieser Teilstränge. Doch verzweigen sich diese selbst auch. Nach den Enden werden die Chromorhizen im allgemeinen immer feiner, doch sieht man nicht selten, besonders bei Chromatophoren, die durch Druck oder irgendeinen Reiz etwas verändert sind, knollenförmige Anschwellungen an den Enden. In den peripheren Regionen eines Chromatophors sieht man oft detachierte Klumpen und kürzere oder längere, selbst verzweigte Stränge. Man sieht dann eine farblose Lücke zwischen ihnen und dem Strang, von dem sie abgelöst sind. Hier und da kann man die farblose Verbindungsbahn zwischen den beiden getrennten Stücken erkennen; man hat den Eindruck,

als sei ein röhrenförmiger Hohlraum vorhanden, welcher die präformierte Grundlage des Chromatophors darstellt. Bei Chromatophoren, welche ein wenig durch Druck gelitten haben, bilden sich besonders an den Enden der Chromorhizen allerlei Varikositäten und Knollen des Farbstoffs; dann kann man besonders gut erkennen, daß der Farbstoff sich an den Wänden des Hohlraumes zurückgezogen hat. An den Enden der Chromorhizen ist nicht selten der Farbstoff in Form einer dünnen Lamelle ausgebreitet, welche im Umriß an den Fuß eines Schwimmvogels erinnert. In solchen kann man nun schon im frischen Zustand das Vorhandensein einer Struktur erkennen, welche wohl als ein axiales Zellskelett gedeutet werden muß. Man erkennt vollkommen glashelle aber stark lichtbrechende Stäbe, welche sich in der Mitte der Chromorhiza hinziehen und an welche sich der Farbstoff anschmiegt. In der Fig. 20 auf Taf. 19 sind diese Strukturen nach dem frischen Präparat abgebildet.

Der zweite Typus der roten Chromatophoren sieht im allgemeinen dem soeben geschilderten sehr ähnlich (vgl. Taf. 18, Fig. 13). Die Grundzüge des Baues sind vollkommen dieselben. Aber es ist außer dem roten Farbstoff ein gelber vorhanden und deutlich sichtbar. Von dem Zentralklumpen, der auch hier einheitlich rot gefärbt scheint, gehen eine oder zwei Chromorhizen aus, welche ganz einheitlich gelb gefärbt sind. Manchmal kann man an der Basis einer starken Chromorhiza erkennen, daß gelbe und rote Stränge miteinander verflochten sind; dann sieht man distal die roten und gelben Stränge sich trennen und mitten aus dem roten Büschel tritt eine meist sehr lange, oft vielfach sich verzweigende gelbe Chromorhiza hervor. Bemerkenswert ist, daß die gelben Chromorhizen in solchen polychromen Chromatophoren sich meist weiter distal fortsetzen als die roten.

Das ist besonders auffallend bei dem dritten Typus der rotgelben Chromatophoren; bei ihm ist nur der Zentralteil und vielleicht einige wenige von ihm entspringende Chromorhizen rot, alle übrigen sind gelb. Es gibt auch Chromatophoren, bei denen alle Chromorhizen gelb sind und der Zentralklumpen allein rot (Taf. 18, Fig. 10—12). Der letztere ist aber fast stets rot und die rein gelben Chromatophoren sind, wie schon oben erwähnt, recht selten. Manchmal kommt es vor, daß von einem roten Zentralklumpen nach der einen Seite nur rote, nach der anderen Seite nur gelbe Chromorhizen ausgehen. Das ist besonders der Fall am Rand der Flecken oder Zeichnungselemente und ist bedingend für deren Charakter.

Die roten und gelben Chromatophoren sind schon bei vielen Crustaceen beschrieben. Außer ihnen kommt aber bei den beiden untersuchten Leanderarten eine weitere besonders bemerkenswerte Chromatophorenart vor. Es sind dies weiße Chromatophoren. Bei L. treillanus sind sie meist in größerer Anzahl vorhanden als bei L. xiphias. Doch auch bei diesem können sie gelegentlich in so

großer Anzahl auftreten, daß das Tier von weißen Flecken ganz übersät ist. Die Anzahl wechselt sehr bei den einzelnen Individuen und auch bei den gleichen Individuen kann die Zahl, wie es scheint, im Laufe des Lebens zunehmen. Ich hatte den Eindruck, als sei die Zahl besonders bei Individuen vor der Häutung vermehrt, doch sind meine Beobachtungen über diesen Punkt nicht ausreichend. Die Flecken sind so stark lichtbrechend und grell weiß, daß ich sie zuerst, ehe ich sie genauer untersucht und ihre Chromatophorennatur erkannt hatte, für Kalkansammlungen hielt, welche etwa bei der Häutung verbraucht würden.

Die weißen Chromatophoren sehen im allgemeinen ganz ähnlich aus, wie die vorher beschriebenen (Taf. 18, Fig. 16). Vielfach sind allerdings bei ihnen die Verzweigungen der Chromorhizen plumper, knorriger, reicher an Verdickungen etc. Das hat offenbar seinen Grund in der weniger flüssigen Beschaffenheit des Inhaltes. Es kommen scheinbar monochromatische weiße Chromatophoren vor. Bei ihnen ist der Zentralteil von den Chromorhizen kaum zu unterscheiden. Häufiger sind polychromatische weiße Chromatophoren, d. h. solche, bei denen außer dem weißen roter Farbstoff nachweisbar ist. Dieser rote Farbstoff ist in den von mir untersuchten Fällen fast niemals auf die Chromorhizen ausgedehnt gewesen, sondern war stets in dem zentralen Klumpen konzentriert. Man erkannte dann einen kleinen, eckigen, rot gefärbten Klumpen inmitten des Kranzes der feinverzweigten Chromorhizen. Es kommen auch weiß-rot-gelbe Chromatophoren vor (Taf. 18, Fig. 14).

Im Gegensatz zu den gelben und roten Chromatophoren zeigen die weißen keine längsstreifige Struktur der Chromorhizen. Sie ist meist offenbar durch die Pigmentmassen verdeckt.

Der Farbstoff in den weißen Chromatophoren ist so stark lichtbrechend, daß er unter dem Mikroskop bei auffallendem Licht silberweiß glänzt (Taf. 18, Fig. 19), bei durchfallendem Licht dagegen ist er meist schmutzig braun (Taf. 18, Fig. 14 und 15), kann aber bei starker Anhäufung auch vollkommen schwarz erscheinen. Er erweist sich aber bei Untersuchung mit dem Polarisationsmikroskop als einfach lichtbrechend. Es kommen auch gelbe und gelbrote Chromatophoren vor, deren gelbe Substanz sehr stark lichtbrechend ist (Taf. 18, Fig. 17). Es beruht dies vielleicht auf einer Kombination von weißem und gelbem Pigment. Die blaue Farbe schließlich ist bei L. treillanus sehr selten in den Chromatophoren erkennbar. Hier und da kann man ein blau gefärbtes kurzes Aestchen, eine kurze plumpe blaue Chromorhiza erkennen, doch ist dies selten. Meist ist die blaue Farbe nur im Gewebe sichtbar, wo sie meist in der Umgebung von Chromatophoren in Form von ovalen oder kugeligen Massen liegt. Diese Massen liegen nicht selten isoliert für sich und erzeugen dann an den betreffenden Stellen des Körpers blaue Flecken, oder sie sind von den Chromorhizen der benach-

barten Chromatophoren umsponnen und erzeugen dann mit diesen, welche rot, gelb oder weiß gefärbt sind, Kombinationsfarben (Taf. 19, Fig. 18).

Ueber das Verhalten der verschiedenen Farbstoffe wird unten einiges berichtet werden.

## b) Bei Leander xiphias.

Bei dieser Art haben wir dieselben Elemente der Färbung wie bei L. treillanus. Doch sind einige Punkte bemerkenswert.

Monochromatische Chromatophoren sind bei dieser Art selten, meist sind mehrere Farbstoffe in einem Chromatophor enthalten. So gibt es nicht nur rotgelbe, rotweiße und gelbweiße Chromatophoren, sondern auch rotweißgelbe, rotgelbblaue und sogar solche, in denen alle vier Farbstoffe vorkommen.

Der Anblick der Chromatophoren dieses Tieres ist oft von einer bestrickenden Schönheit; man kann sich stundenlang daran erfreuen, alle die Formvariationen und die vielfältigen Farbenkombinationen zu studieren, welche vorkommen können. Der Reiz wird noch erhöht durch die außerordentliche Feinheit der Verzweigung, welche bei den Chromorhizen vorkommen kann. Das ist besonders auffallend z. B. bei den Chromatophoren, welche sich an den Seiten des Cephalothorax und Abdomens befinden. Sie sind außerordentlich zierlich verzweigt, meist im Innern blau, darum ist ein Ring roter mäßig feiner Chromorhizen und um diese wiederum ein ebenso regelmäßiger Ring fein gelber Chromorhizen, welcher gegen die Peripherie hin zart und blaß verläuft, da die ihn zusammensetzenden Verzweigungen immer feiner werden.

Besonders auf dem Telson finden sich in reichlicher Anzahl klumpige, schwach verzweigte Chromatophoren, welche im durchfallenden Licht vollkommen tiefschwarz aussehen. Untersuchung bei auffallendem Licht zeigt, daß sie zum Teil weiße Chromatophoren sind, oder auch einzelne weiße Chromorhizen von sehr dichter Beschaffenheit besitzen. Die Mehrzahl von ihnen erweist sich aber als rot. Das Rot ist aber von so dichter Beschaffenheit, daß es im auffallenden Licht nur schwach, aber deutlich rot schimmert. Es ist gar nicht mehr durchscheinend und infolgedessen im durchfallenden Licht schwarz. Ich zweifle nicht daran, daß diese schwarzen Chromatophoren ihre dunkle Färbung dem Umstand verdanken, daß in ihnen verschiedene der farbigen Pigmente vereinigt vorkommen. Sicher ist dies für das rote, das gelbe und das weiße; denn sehr viele von ihnen haben kürzere oder längere rote und gelbe Chromorhizen. Auch beim Zerdrücken kann man das Vorhandensein des roten und gelben Pigmentes nachweisen. Bei letzterem Verfahren gelingt es auch in einer ganzen Anzahl das Vorhandensein von blau zu zeigen (vgl. Taf. 19, Fig. 21—26).

Ueber den blauen Farbstoff bei Leander xiphias ist es nötig, einige Details zu erörtern. Wir besprachen schon die Tatsache, daß zum Unterschied von L. treillanus bei ihm die blaue Farbe ganz regelmäßig in den Chromatophoren nachweisbar ist. Bei der großen Art hatte man stets den Eindruck, als handle es sich um große Tropfen einer gelösten blauen Substanz, die sich im Gewebe vorfand (Taf. 19, Fig. 18). Es war keine Spur von der körnigen oder auch feintropfigen Beschaffenheit erkennbar, wie ich sie für den roten und gelben Farbstoff angegeben habe. Solche großen Tropfen finden sich nun auch im Gewebe bei L. xiphias, daneben meist auch zahlreiche kleinere Tropfen, welche viel dunkler gefärbt sind als die blauen Tropfen bei L. treillanus. Sie sind auch viel verschiedener in der Größe als bei jenen. Auch hier liegen sie meist in der Umgebung von Chromatophoren. Aber es findet sich, wie schon erwähnt, der blaue Farbstoff ganz regelmäßig auch in den Chromatophoren selbst. Und zwar tritt er in ihnen zunächst in einer Form auf, welche an das Vorkommen der anderen Pigmente, vor allem des weißen erinnert. Doch macht er vielfach in weit höherem Maße den Eindruck eines feinen Pulvers. Ja nicht selten tritt er in Form von großen, tief dunkelblauen Schollen und Klumpen auf. Diese haben vielfach eckige Formen und machen durchaus den Eindruck einer festen Substanz. Beim Zerdrücken der Chromatophoren sieht man zwar meist nur Tropfen übrig bleiben. Es ist aber sehr wohl möglich, daß die blaue Substanz sich in Tropfen der Gewebeflüssigkeit sehr schnell löst. Es ist bei den beiden Leanderarten deutlich erkennbar, daß der blaue Farbstoff in gelöster Form sich auch dem Gewebe mitteilt und dasselbe diffus blau färbt.

Diese verschiedenen Chromatophoren mit ihren Farbstoffen bedingen nun die Färbung und Zeichnung der beiden Arten, und zwar durch ihren verschieden großen Gehalt an Pigmenten und durch Kombination von Elementen von vorherrschenden Färbungen. Die violetten Bänder von L. treillanus z. B. kommen dadurch zustande, daß fast oder ganz rein rote Chromatophoren mit weit ausgebreitetem Chromorhizennetz über den zahlreichen blauen Kugeln der Hypodermis liegen (Taf. 19, Fig. 18). Die braunen Bänder entstehen, wenn noch gelbe Chromorhizen hinzukommen. Obwohl Gelb und Blau vorhanden sind, sieht man bemerkenswerterweise bei L. treillanus kein Grün. Die rein roten und rein gelben Flecke sind durch monochromatische Chromatophoren bedingt, die blauen Regionen durch gänzliche oder fast gänzliche Abwesenheit von Chromatophoren in Gebieten, in denen die blauen Kugeln massenhaft vorhanden sind. Die weißen und gelben Flecke von opaker Beschaffenheit sind durch die weißen Chromatophoren bedingt.

Etwas anders verhält sich L. xiphias. Bei dieser Art spielt die Kombination monochromatischer Chromatophoren keine so große Rolle wie das Vorhandensein von

Seiten des Tieres entlang findet man bei schön grün gefärbten Tieren lauter blaugelb-rote Chromatophoren. Wo das Rot spärlicher ist, wird der Ton mehr grasgrün, oft sind sogar weite Regionen des Tierkörpers ausgesprochen blau oder blaugrün gefärbt. Wenn viel Rot vorhanden ist, so wird das Grün immer mehr olivenfarbig, um schließlich in Braun überzugehen.

## 5. Farbenveränderung der Leanderarten nach dem Tode.

Läßt man einen Leander, nachdem er gestorben ist, im Wasser liegen, wirft man ihn in Spiritus oder kocht man ihn, so ändert er, wie alle die anderen farbigen Krebse, seine Färbung. Zunächst wird er im allgemeinen blasser, seine Muskulatur und der sonstige bisher klare Inhalt des Körpers wird trübe, auch das Chitin büßt oft einen Teil seiner Durchsichtigkeit ein. Mit der Zeit wird das Tier aber wieder dunkler, die Bänder und sonstigen Zeichnungen des Körpers treten scharf hervor, alle Farbenkombinationen und Farbtöne, die vorher da waren, schwinden und es bleibt nur noch rot übrig: das bekannte Phänomen der gekochten Krebse. Das Rot wird sehr stark, ausgesprochen ziegelrot; im Alkohol schwindet mit der Zeit auch das Rot mehr oder minder vollkommen.

Die Erscheinung wird in Vorlesungen und populären Darstellungen verschieden erklärt; in Lehrbüchern der Zoologie findet sie merkwürdigerweise meist keine Erwähnung. Vielfach stößt man auf die Annahme, daß die Krebse deswegen beim Sterben rot werden, weil die roten Chromatophoren sich ausdehnen, die anderen sich zusammenziehen. Andere geben an, daß die rote Farbe, vor allem der gekochten Krebse, dadurch bedingt sei, daß sich alle übrigen Farbstoffe auflösen, während nur der rote übrig bleibe. Dabei ist die Frage schon vor vielen Jahren von KRUKENBERG in einer sehr gründlichen Weise beantwortet worden.

Eine Untersuchung, welche ich an den beiden Leanderarten vornahm, zeigte mir nun folgendes: langsam bei einem Tier, welches nach seinem Tod in Wasser liegt, rasch dagegen bei einem solchen, welches in Alkohol gesetzt oder gekocht wird, verschwinden die blaue und die weiße Farbe. Die gelben Chromatophoren sind lange noch sichtbar, am längsten bleiben die roten erhalten. Nach dem Kochen sind alle noch vorhandenen Chromatophoren rein rot gefärbt; man kann deutlich verfolgen, daß ein Chromatophor, welches vorher schwarz, weiß, orange, braun war oder unter dem Mikroskop gut die Kombination der verschiedenen Pigmente erkennen ließ, jetzt rein rot ist, eventuell umgeben von einem Hof von Orange. Die blaue und die weiße Farbe lösen sich auf und verschwinden vollkommen. Dabei handelt es sich nicht nur um eine Auflösung, sondern wahrscheinlich auch um eine chemische Umwandlung. Daß eine Auflösung stattfindet, kann man durch die Beobachtung nachweisen; man sieht, wenn man die Ein-

polychromatischen Chromatophoren am ganzen Körper. Besonders an den ganzen wirkung des Alkohols oder des Kochens zeitweise unterbricht, besonders die klumpigen Anhäufungen des blauen Farbstoffs in den Chromatophoren von L. xiphias langsam zusammenschmelzen. Aber es muß auch chemische Umwandlung stattfinden, denn die blaue Farbe teilt sich nicht etwa der Lösung mit, sondern verschwindet vollkommen, zuerst im Gewebe, dann allmählich auch in den Chromatophoren. An ihrer Stelle ist überall roter Farbstoff vorhanden. Nach Krukenbergs Vorgang wird der blaue Farbstoff als Cyanokrystallin bezeichnet, während der rote Farbstoff der Krebse als Crustaceorubrin bekannt ist. M. Newbigin hat nachgewiesen, daß das Cyanokrystallin, in vitro in gelöster Form dargestellt, bei Erwärmung auf ca. 60° in eine rote Substanz sich umwandelt, welche alle Eigenschaften des Crustaceorubrins zeigt. Die Beobachtung des mikroskopischen Präparats während der Erwärmung hat mich zur Annahme geführt, daß auch im Gewebe das blaue Pigment bei Erwärmung sich in das rote umwandelt. Dasselbe gilt für das weiße Pigment. Die gelbe Farbe ändert sich ebenfalls im Ton, sie wird dunkler, mehr orange, schließlich fast rot. Auch die rote Farbe, welche schließlich allein vorhanden ist, ändert sich stark. Während sie vorher mehr oder weniger deutlich purpurrot war, ist sie schließlich vollkommen ziegelrot. Sicherlich ist diese Umwandlung des Farbtons zum Teil darauf zurückzuführen, daß der in allen Chromatophoren vorhandene blaue Farbstoff verschwindet. Das scheint mir vor allem der Fall zu sein bei den dunkelbraunen, fast schwarzen Chromatophorenzentren am Schwanz von Leander xiphias. Diese werden bei Alkoholbehandlung oder beim Kochen sehr rasch rot. Ich nehme an, daß die braune Farbe durch die Mischung der drei Pigmente bedingt ist und daß die rasche Lösung des blauen Bestandteils bei der betreffenden Prozedur die ziegelrote Färbung verursacht. Bei der Lösung wandelt sich aber der blaue Farbstoff gleichzeitig in den roten um. Aber darauf beschränkt sich der Vorgang nicht, denn schließlich ändert auch das rote Pigment seinen Farbton und geht in Lösung über und färbt das umgebende Gewebe sowie das Chitin des Krebspanzers hell ziegelrot. Diese Färbung hält sich selbst im Licht und in starkem Alkohol eine Zeitlang. Bei längerer Einwirkung des Alkohols wird aber auch sie extrahiert und das Tier wird schließlich ganz weiß oder gelblichweiß.

Es ist also der Vorgang des Rotwerdens der Krebse etwas komplizierter, als im allgemeinen angenommen wird. Er beruht nicht nur auf einer Lösung des blauen Farbstoffs, sondern auch auf dessen Umwandlung und auf der Veränderung des gelben sowie sogar des roten Farbstoffs.

## 6. Die Rolle der Färbung im Leben der Leanderarten.

### Beobachtungen und Experimente.

Die von mir untersuchten beiden Leanderarten sind, wie aus der oben gegebenen Beschreibung und aus den Abbildungen Taf. 17, Fig. 1 und 4 hervorgeht, sehr verschieden gefärbt. Auch ihr Vorkommen ist ein verschiedenes. In der Regel wurde nur je eine Species auf einmal gefangen, und zwar, wie schon früher erwähnt, L. xiphias in geringerer, L. treillanus in etwas größerer Tiefe. Allem Anschein nach kommt L. treillanus hauptsächlich auf mit Florideen bewachsenen Felsen vor, während L. xiphias sicher vor allem auf mit Posidonien bewachsenen Sandgründen lebt.

In der freien Natur findet man etwas verschieden gefärbte Individuen von Leander xiphias. Es finden sich nicht nur verschiedene Intensitätsgrade der Färbung, sondern unter den frisch gefangenen Individuen finden sich sowohl solche, welche ausgesprochen grün gefärbt sind, als auch solche, welche bräunlichgelbe Färbung zeigen. Setzt man solche Individuen in ein mit gelbem Sandboden bedecktes und mit Posidonien bepflanztes Aquarium, so sind nach kurzer Zeit die grünen Individuen alle in dem Pflanzengewirr verborgen, während die gelben auf dem Sand in Ruhestellung verweilen.

Auf den langen Blättern der Seegräser sitzen die Garneelen meist parallel den aufrechten Pflanzenteilen, also mit dem Kopf senkrecht nach oben und besonders häufig mit dem Kopf nach unten. Es kommt allerdings auch vor, daß sie auf den wagerechten und schiefen Pflanzenteilen sitzen; auch halten sie sich ja oft lange Zeit auf Felsen oder am Boden in wagerechter Haltung auf. Doch scheint eine gewisse Vorliebe zu senkrechter Stellung vorzuliegen. Diese scheint durch verschiedene Faktoren bedingt zu sein; als solche kommen wohl zunächst in Betracht: 1) die Gewohnheit, auf den senkrecht zum Lichte aufstrebenden Algen zu sitzen, 2) die Orientierung des Tieres selbst zum Lichteinfall, und 3) die Tendenz des Tieres, einen Untergrund von bestimmter Farbe aufzusuchen.

Die dichtesten Teile des Pflanzenwachstums sind bei den Wiesen von Zosteren und Posidonien nahe dem Boden, im Bereich der senkrechten Teile der Pflanzen. Es ergibt sich ganz von selbst, daß die Tiere ganz besonders häufig dort sitzen. Wie wir unten (p. 267) sehen werden, orientieren sich die Leanderarten stets so zum Licht, daß sie parallel zur Richtung der Lichtstrahlen sitzen, wobei der Kopf dem Lichteinfall zu- oder abgewandt ist.

Und schließlich erkennt man bei näherer Untersuchung, daß die einzelnen Individuen die Neigung haben, einen Untergrund von bestimmter Färbung auf-

zusuchen. Daß die grünen Individuen die grünen Posidonienstengel, die gelben den Sandboden bevorzugten, ist, wie die nachfolgenden Betrachtungen zeigen werden, offenbar dadurch bedingt, daß die einen wie die anderen in der freien Natur gewohnt waren, auf einem Untergrund von der entsprechenden Farbe zu leben.

Ich beobachtete in einem Aquarium, dessen Wände und Boden ganz aus Glas bestanden. In den Ecken stießen die Glasscheiben so zusammen, daß das eiserne Gerüst nicht vom Wasser berührt werden konnte. Das eiserne Gerüst war mit grüner Oelfarbe angestrichen. Wenn die Garneelen im Aquarium umherliefen, konnten sie also nirgends auf einer Fläche sitzen, welche weniger glatt gewesen wäre als die Oberfläche des Glases. Durch die Glasscheiben war nach allen Seiten die Umgebung des Aquariums sichtbar, nach unten die weiße Fläche des Marmortisches, welcher zum Abstellen der Aquarien diente. Die Garneelen zogen sich in solchen Aquarien nun immer sehr bald in die Kantenregionen zurück, wobei die einen wagerecht am Boden sitzen blieben, während die anderen senkrecht in den Winkeln der Seitenwände saßen.

Bei dieser Wahl des Aufenthaltsortes wurden sie zum Teil durch Thigmotaxis, zum großen Teil aber durch die Farbe des Untergrunds veranlaßt. Legte ich nämlich ein Stück grünes Papier unter den Glasboden des Aquariums, so versammelten sich über demselben bald einige der Garneelen. Durch Verschieben des Papiers konnte ich sie zur Veränderung des Aufenthaltsortes veranlassen.

In Anlehnung an die schönen Experimente von MINKIEWICZ versuchte ich diese Eigentümlichkeit experimentell zu beeinflussen. Ich hielt einige Garneelen der beiden Species 3—4 Tage lang in Glasgefäßen, deren Boden und Wände ich von außen mit rotem Papier ausgeklebt hatte. Ehe ich sie nach Verlauf dieser Frist wieder in das Hauptaquarium brachte, hatte ich unter dessen Glasboden in eine Ecke ein Stück des gleichen roten Papiers gelegt. Nach wenigen Minuten waren die Tiere aus dem roten Becken in der roten Ecke versammelt. Sie hielten sich mit Vorliebe in dieser Ecke auf, doch ging diese Tendenz schon nach 24 bis 48 Stunden verloren.

Da ich die wenigen Versuche, welche ich über diese Zusammenhänge machen konnte, erst in der letzten Zeit meines Aufenthalts am Meer machte, so sind sie noch sehr unvollständig und wenig beweisend. Ich würde sie daher gar nicht erwähnt haben, wenn sie nicht so gut mit den Versuchen harmonierten, welche MINKIEWICZ bei verschiedenen Crustaceenarten durchgeführt hat. Danach scheint es mir, als seien die Individuen, welche im Aquarium den grünen Untergrund aufsuchen, solche, welche in der Freiheit an einen entsprechenden Aufenthaltsort gewohnt waren; dasselbe gilt mutatis mutandis für die Individuen, welche den gelben Sand als Ruheort bevorzugen. Um mich also in der Terminologie

MINKIEWICZs auszudrücken, es ist individuell erworbener Chromotropismus, welcher die Ortswahl der Tiere bedingt.

Nun frägt es sich, wie die Tatsache zu erklären ist, daß gerade die grünen Individuen den grünen Untergrund, die gelben den gelben aufsuchen. Ist dies ein angeborener Instinkt bei zwei verschieden gefärbten Rassen? Oder liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei Hippolyte varians nach den interessanten Untersuchungen von GAMBLE und KEEBLE und von MINKIEWICZ? Sind die Tiere imstande, ihre Farbe entsprechend der Farbe der Unterlage zu ändern und erwerben sie gleichzeitig während der Farbenveränderung die Tendenz, die gleichgefärbte Unterlage aufzusuchen?

Ich habe zahlreiche Versuche angestellt, um bei L. xiphias und L. treillanus festzustellen, ob die Färbung des Tieres veränderlich ist. Folgendes waren meine Resultate:

1) Unter dem Mikroskop kann man eine Verschiebung der Pigmente in den Chromatophoren nachweisen. Doch ist dieselbe nicht sehr rasch. Veränderung des gesamten Farbencharakters eines Chromatophors habe ich unter dem Mikroskop nie gesehen.

2) Bei länger im Aquarium gehaltenen Tieren ließ sich eine Aenderung der Farbe nachweisen. Die Aenderung bestand nur in einer geringen Verschiebung der Farbennuance, meist nur in einem Abblassen der Farbe. Am auffallendsten war das Verschwinden des blauen Farbtons in den relativ düster stehenden Aquarien. Durch das Fehlen der blauen Komponente waren die Farbenänderungen meist vollkommen erklärt.

3) Experimente, die Farbe der Tiere entsprechend der Farbe des Untergrundes zu verändern, hatten keinen Erfolg. Bis zu 14 Tagen auf rotem, weißem, grünem oder schwarzem Untergrund gehaltene Individuen von L. treillanus und xiphias zeigten keine Anähnlichung ihrer Farbe an diejenige des Untergrundes. Der Reichtum an Blau wurde zwar beeinflußt; in einigen Fällen stieg er, in anderen nahm er ab. Doch reichen meine Versuche nicht aus, um eine Gesetzmäßigkeit nachzuweisen. Auch scheinen sie mir nicht lange genug ausgedehnt, um zu beweisen, daß eine Farbenänderung, welche die Tiere ihrer Umgebung ähnlich macht, gar nicht vorkommt. Ich habe ja nur mit erwachsenen Tieren experimentiert. Nun haben ja schon GAMBLE und KEEBLE gezeigt, daß auch bei Hippolyte (= Virbius) varians in der Farbenanpassung ein bedeutender Unterschied zwischen jungen und alten Tieren vorliegt. Die jungen passen sich in der Farbe sehr leicht der Umgebung an, die alten oft sehr schwer oder gar nicht. MINKIEWICZ hat gezeigt, daß letzteres nicht ganz richtig ist; nach seinen Erfahrungen passen sich bei hinreichend langer Dauer der Versuche auch die alten Tiere vollkommen an. Aber sie müssen vorher eine Häutung durchmachen. Die verloren gegangene

Plastizität der Chromatophoren wird bei der Häutung wieder erworben. Nun habe ich ja auch vielfach bei den von mir untersuchten Individuen eine gewisse Starrheit der Chromatophoren, eine fast kristallinisch erscheinende Festigkeit des Pigments festgestellt. Es ist also immerhin möglich, daß auch bei den Leanderarten in der Jugend „synchromatische" Veränderungen vorkommen und daß sie eventuell nach den Häutungen eintreten können. Einige frisch gehäutete Exemplare, mit welchen ich experimentierte, gaben mir keine klaren Resultate.

4) Ich konnte eine gewisse Form periodischen Farbenwechsels vor allem bei Leander xiphias feststellen. Abends, um die Zeit des Eintritts der Dämmerung, wurde die Mehrzahl der Individuen glasartig durchsichtig. Die Färbung trat außerordentlich zurück. Dies war dadurch bedingt, daß sich die Farben in den Chromatophoren vollkommen zentral zusammenzogen. Eine Blaufärbung, wie sie unter den gleichen Umständen für Hippolyte varians nachgewiesen ist, konnte ich nicht feststellen. Die Individuen nahmen morgens ihre normale Färbung wieder an. — Uebrigens muß ich hervorheben, daß nicht alle Individuen gleichmäßig an dem nächtlichen Durchsichtigwerden teilnahmen.

5) Geblendete Tiere, d. h. solche, denen beide Augenstiele abgeschnitten waren, nahmen schon gleich nach der Operation eine braungelbe Farbe an. Diese Farbenveränderung ist auf ein Schwinden des blauen Farbstoffs zurückzuführen, während Rot und Gelb in den Chromatophoren in einem mittleren Ausdehnungszustand sich erhalten. Das Schwinden des blauen Farbstoffes nach der Blendung hat auch MINKIEWICZ bei Hippolyte varians beobachtet. Auf die geblendeten Tiere werde ich unten noch ausführlicher zurückkommen (p. 265 u. 269).

6) Starkem Licht ausgesetzte Individuen verhielten sich wie die vom Eintritt der Dämmerung beeinflußten Individuen. Auch bei ihnen zogen sich die Pigmente in den Chromatophoren zusammen, die Menge des blauen Farbstoffs in den Geweben nahm ab und infolgedessen wurden die Tiere glashell durchsichtig. Sie blieben so bei Tag und bei Nacht, ca. 3 Wochen lang, während deren ich sie an einem der großen Fenster des Laboratoriums dem vollen Himmelslicht aussetzte.

7) Individuen, welche ich in einem Dunkelkasten 3—4 Wochen in beständiger Dunkelheit hielt, zeigten interessante Veränderungen. Als ich die Individuen in den Dunkelkasten einsetzte, überzeugte ich mich von ihrer kräftig grünen Färbung; es war in den Chromatophoren und im Gewebe reichlich Blau vorhanden. Beim Herausnehmen nach ca. 3 Wochen Dunkelhaft fiel die Verbreitung der roten Färbung am Körper der Versuchstiere sehr auf. Sie waren im allgemeinen rot gefärbt und zwar vor allem an den Antennen, den Antennenblättern, dem Rostrum, den Seiten des Cephalothorax, den Abdominalbeinen und dem Telson. Sehr auffallend war die rote Färbung der aus dem Innern des Körpers durchschimmernden Chromatophoren. Vor allem waren der Magen und Darm infolge ihrer stark

roten Pigmentierung deutlich im Innern des Tieres zu erkennen (vgl. Taf. 17, Fig. 2.)

Bei Exemplaren, welche wieder ins Helle übergesetzt wurden, verschwand die auffallend rote Farbe bald wieder und es trat im Gewebe so viel Blau auf, daß z. B. das Telson, welches ganz rot gefärbt war, ebenso intensiv blau wurde.

Die mikroskopische Untersuchung der Individuen aus dem Dunkelkasten lehrte, daß der rote Farbstoff in den Chromatophoren sehr reichlich vorhanden war, er war extendiert vielleicht sogar vermehrt. Demgegenüber trat der gelbe Farbstoff zurück, ohne jedoch vollkommen verschwunden zu sein. Der blaue Farbstoff jedoch war nur mehr in sehr geringer Menge vorhanden, im Gewebe fehlte er ganz und in den Chromatophoren war er offenbar sehr zurückgegangen. So ergab sich der Gesamteindruck einer roten Färbung des ganzen Tieres.

Zusatz: Ich habe seither (im Sommer 1910) in München diese Versuche an Exemplaren von Leander adspersus RATHKE fortgesetzt. Die Tiere stammten aus Triest und waren mir von Herrn Prof. CORI zugesandt worden. Die normalen, frisch gefangenen Individuen sind bei weitem nicht so bunt als L. xiphias. Sie haben viel weniger Pigment. Dementsprechend war auch die experimentell veränderte Färbung viel weniger intensiv als bei L. xiphias. Immerhin waren sie schon nach einem Aufenthalt im Dunkeln von 14 Tagen am ganzen Körper deutlich rötlich gefärbt.

8) Bei den vorher geschilderten Versuchen hatte ich öfters den Eindruck, als sei ein Einfluß der Temperatur auf das Versuchsergebnis zu erkennen. Auch aus theoretischen Gründen erschien ein solcher Einfluß wahrscheinlich. In den letzten Tagen meines Aufenthalts am Meer machte ich daher — allerdings mit ganz primitiven vorläufigen Einrichtungen — einige Versuche, um diesen Einfluß zu untersuchen. Ich stellte Individuen von Leander xiphias in einen Dunkelschrank; dabei umgab ich das Glas, in welchem ich sie hielt, mit einer Wanne, welche mit Eis gekühltes Wasser enthielt. Es war schwer, mit diesen primitiven Mitteln das Wasser bei einer Temperatur von 5—8° zu erhalten. Es ergaben sich leider immer wieder Schwankungen in den Temperaturen, welche für die Tiere schädlich waren. Immerhin gelang es mir, die Tiere einige Tage am Leben zu erhalten. Und es stellte sich nun heraus, daß die Kälte (vielleicht in Verbindung mit der Dunkelheit) einen starken Einfluß auf die Färbung der Tiere ausübt. Individuen aus diesen Versuchen wurden nach wenigen Tagen (2—3) knallblau (Taf. 17, Fig. 3). Das Gewebe war von dem blauen gelösten Farbstoff ganz imprägniert und auch in den Chromatophoren war er reichlich vorhanden. Die anderen Farbstoffe waren dadurch in ihrer Wirkung vollkommen zurück-

gedrängt, wenn sich auch bei ihnen keine deutliche Abnahme der vorhandenen Menge nachweisen ließ. Doch waren sie in den Chromatophoren stark kontrahiert, die roten und gelben Chromorhizen stellten nur mehr kurze knorrige Gebilde dar.

## 7. Theoretische Deutung der Beobachtungen und Experimente über die Färbung der Leanderarten sowie Beobachtungen über die Färbung anderer Dekapoden.

Die Dekapoden gehören zu den Tiergruppen, welche zahlreiche schön, auffallend und verschiedenartig gefärbte Arten enthalten. Die blassen oder rotgefärbten, in Spiritus aufbewahrten Leichen, durch welche diese Ordnung in den Museen meist verteten ist, lassen nicht ahnen, wie farbenprächtig die lebenden Tiere sind. Es zeigt sich aber bei näherer Untersuchung, daß die Farbenpracht nicht gleichmäßig auf die Dekapoden aller Lebensbezirke verteilt ist. Die auffallendsten Farben kommen bei den Tieren der Strandregion und der geringen Tiefen vor, große Farben- und Zeichnungsmannigfaltigkeit bei ihnen auch nur dann, wenn sie benthonisch oder nektonisch leben.

Man findet unter ihnen rote, gelbe, grüne, blaue, violette, braune Arten, Formen mit allen möglichen Zwischentönen, Farbenmustern und Zeichnungen, sowie Kombinationen der verschiedensten Färbungen.

Demgegenüber ist die Färbung der Planktondekapoden viel einförmiger; unter ihnen kommen zahlreiche glashell durchsichtige Formen vor, stets ist die Färbung, verglichen mit derjenigen der Benthos- und Nektontiere, wenig hervortretend und selbst bei Arten dieser Lebensbezirke stellt sich die starke Färbung erst ein, wenn die planktonischen Larvenstadien allmählich zur definitiven Lebensweise übergehen.

Auch in der Tiefsee ist die Färbung der Dekapoden — wenn es auch nicht ganz an Farben fehlt — einförmig, wenige Farbtöne herrschen vor: vor allem purpurrot und fahlweiß. Der Gegensatz zu der großen Mannigfaltigkeit bei den Tieren der geringeren Tiefen ist ein sehr auffallender und hat seit jeher die Aufmerksamkeit der Forscher erregt. Unter den Formen der Tiefe sind es besonders die Garneelen der intermediären Schichten, jene in Tiefen von 2000 bis 4000 m pelagisch lebenden Gattungen, welche durch ihre gleichförmige, strahlend purpurrote Farbe einen sehr auffallenden Bestandteil der Tiefenfänge darstellen.

In den Oberflächenschichten findet man dagegen niemals stark rote Garneelen; wohl aber findet man in der freien Hochsee, besonders in der Mitte der Ozeane, einige Formen, welche statt des purpurroten Farbkleides eine ebenso

auffallende, stark blaue Färbung zur Schau tragen. Wie schon BRANDT in den Ergebnissen der Deutschen Planktonexpedition hervorhob, sind blaue Hochseetiere nicht nur durch Physalien, Velellen, Janthinen usw., sondern auch durch einige Dekapoden, wie Planes minutus usw. vertreten.

Die Färbungen der Meerestiere lassen in vielen Fällen einen so deutlichen Zusammenhang mit der Umgebung des Tieres erkennen, daß man sich schon lange Gedanken über die Art dieses Zusammenhanges gemacht hat.

Es zeigt eine nähere Untersuchung zunächst, daß irgendeine gesetzmäßige Beziehung zwischen den Färbungen der Meerestiere und der ihren Wohnort auszeichnenden Lichtfülle bestehen muß. Nur in den stärker erleuchteten geringen Tiefen finden wir die große Farbenmannigfaltigkeit, in den dunkeln Tiefen herrscht, wie bei der übrigen Tierwelt, auch bei den Dekapoden die Einförmigkeit. Dekapoden, welche in geringen Tiefen, aber dem Licht entzogen leben, sind stets pigmentarm oder farblos, so z. B. die im Schlamm wühlenden, oder in anderen Tieren commensalisch lebenden Arten. Und wo das hellste Licht herrscht, in den tropischen Meeren, ist die Strandfauna in die auffälligsten und mannigfaltigsten Farben gekleidet. Nun frägt es sich, ob wir diesen Zusammenhang zwischen Lichtfülle und Farbenpracht als einen direkten oder indirekten betrachten sollen.

Man hat bisher vor allem Neigung gezeigt, ihn als indirekten zu betrachten und zwar haben zahlreiche Autoren vor allem an Schutzfärbung gedacht. In vielen Darstellungen des Darwinismus sind Beispiele von Meerestieren, auch von dekapoden Krebsen, zur Unterstützung der Theorien über Schutzfärbung und Mimikry herangezogen. Die Erscheinungen der Farbenveränderung mancher Formen sprechen ja sicherlich sehr für eine derartige Deutung. Wir sehen zahlreiche Arten, von denen Hippolyte (Virbius) varians das beststudierte Beispiel ist, die Farbe entsprechend der Umgebung verändern. Aehnlich wie bei den in den vorstehenden Kapiteln studierten Leanderarten ist bei ihnen die Körperfarbe durch Chromatophoren bedingt, in denen die Grundfarben in einem verschiedenen Zustand der Extension sich befinden können. Die so zustande kommenden Farbenmischungen bedingen verschiedene Grundfarbe, verschiedene Zeichnungsmuster und Fleckungen der einzelnen Individuen. Die gleiche Art kann in sehr verschiedenen Färbungen vorkommen, ja das einzelne Individuum kann entweder jederzeit, oder doch in seiner Jugend oder nach den Häutungen seine Farbe wechseln. Dabei paßt es seine Färbung seinem jeweiligen Untergrund an, auf Rotalgen wird es rot, auf Grünalgen grün, auf Tangen braun, auf grauem Sande grau etc. Diese Veränderungsfähigkeit steht unter der Kontrolle des Gesichtssinnes. Geblendete Tiere nehmen nicht mehr die Farbe der Untergrundes an. Diese wichtigen Feststellungen verdanken wir den Untersuchungen vor allem von POUCHET, GAMBLE u. KEEBLE und MINKIEWICZ. In allen von diesen unter-

suchten Fällen sehen wir die Tiere, solange sie in der Färbung von ihrer Umgebung abweichen, sehr beunruhigt und reizbar. Erst wenn sie sich in der Farbe „angepaßt" haben, kehrt jener Gleichgewichtszustand, jenes ruhige Verhalten wieder, welches normalerweise für sie charakteristisch ist.

Nun kennen wir aber auch eine größere Anzahl von Crustaceen, welche den Gegenständen ihrer Umgebung in der Farbe außerordentlich ähneln, ohne daß von ihnen Veränderungsfähigkeit der Chromatophoren bekannt wäre. Zu den bekannten Beispielen kann ich einige neue hinzufügen, welche ich auf meinen Reisen beobachtet habe. Zunächst einige Fälle bei Galatheiden: Uroptychus nitidus kam an der japanischen Küste stets auf orangeroten Gorgoniden vor und alle Exemplare trugen vollkommen die gleiche Farbe wie der Tierstock. Galathea australiensis fand sich in vollkommen fleischfarbenen Exemplaren auf einer ebenso gefärbten Pennatulaart. Wie schon DÖDERLEIN beobachtet hatte, kommt zwischen den schwarz und weiß geringelten Stacheln eines japanischen Seeigels (Toxopneustes elegans) einen dekapoder Krebs (Zebrida Adamsi WHITE) vor, welcher über Körper und Beine die gleiche Ringelung resp. Streifung besitzt. Das gleiche gilt für eine von mir beobachtete Galatheide.

In Westindien konnte ich feststellen, daß die auf grellfeuerroten Spongien gefangenen Exemplare von Alpheus sp. die Farbe ihres Wohnsitzes trugen. Die japanischen Arten der Krabbengattung Pugettia sind olivengrün gefärbt und zeigen den gleichen saftigen Glanz der Oberfläche, wie die Arten von Fucus und Macrocystis, mit denen ich sie in der Dredge heraufbrachte. (Junge Individuen fand ich auch gelblichrot und gefleckt.) Aehnlich tangfarbig sind die an der westamerikanischen Küste häufigen Arten der Gattung Epialtus, wie ich speziell an E. productes RAND. in Kalifornien feststellen konnte.

Genauere biologische Untersuchung wird vielleicht in diesen wie auch in vielen anderen Fällen eine individuelle Anpassungsfähigkeit der Tiere nachweisen. Diesen veränderlichen Formen stehen aber zahlreiche andere gegenüber, welche sicher sich in den die Aehnlichkeit herbeiführenden Eigenschaften nicht zu verändern vermögen, welche aber dennoch regelmäßig in einer Umgebung gefunden werden, welcher sie sehr ähnlich sind. Als Beispiele nenne ich nur die zahlreichen Actaeiden, ferner Oreophorus etc., welche Felsoberflächen und Korallen durch die Struktur ihres Panzers außerordentlich ähnlich sind, und Tiere, wie die oxyrrhynche Krabbe Huenia proteus; diese Art hat einen ganz auffallend gelappten Umriß, welcher sehr variabel ist. Wie schon DÖDERLEIN und GARDINER nachgewiesen haben, kommt das Tier regelmäßig zwischen Algen vor, denen es durch Farbe und Form sehr ähnlich ist.

Für solche Fälle müssen wir annehmen, daß ein „Instinkt" die Tiere veranlaßt, die ihnen ähnliche Umgebung aufzusuchen.

Wir haben um so mehr Grund, einen derartigen Zusammenhang zu vermuten, als bei nahe verwandten Gattungen die Anpassung an die Umgebung in einer ganz anderen Weise erzielt wird. Zahlreiche Krabben haben nämlich die eigentümliche Gewohnheit, sich zu maskieren. Sie bedecken ihren Rücken, und vielfach auch andere Teile ihres Körpers mit fremden Gegenständen, vor allem Pflanzen und sessilen Tieren oder Teilen von solchen. Diese interessanten Vorgänge der Maskierung sind von Fol, Aurivillius und Minkiewicz zuerst genauer untersucht worden. Auch ich hatte ungefähr gleichzeitig mit Minkiewicz Versuche mit maskierten Krabben angestellt, welche aber bei weitem nicht so umfangreich und gründlich wie diejenigen des polnischen Forschers waren. Ich habe sie bisher nicht publiziert, da ich zudem in vielen Punkten zu den gleichen Resultaten gelangt war wie er; allerdings nicht in allen und das wird mir Anlaß geben, an anderer Stelle auf diese Beobachtungen zurückzukommen.

Hier ist für uns zunächst folgendes von Wichtigkeit: Gewisse Krabben aus den Gattungen Maja, Stenorrhynchus, Hyas, Hyastenus etc. sind an ihrem Rückenpanzer mit kleinen Häkchen versehen, an welche sie die zur Maskierung dienenden Tier- und Pflanzenteile anheften. Sie pflücken solche Teile mit den Scheren ab und befestigen sie nach umständlichen Vorbereitungen an den Häkchen. Dabei wählen sie jeweils der Umgebung entsprechend Bestandteile aus, so daß sie ihr dadurch ähnlich werden und den Blicken von Verfolgern entzogen sind. Die Versuche zeigen, daß die Wahl der zur Maskierung dienenden Objekte durch „Chromotropismus" bedingt ist, welcher durch den Einfluß der Umgebung von dem Tier erworben wird. Ein Tier, welches längere Zeit in grüner Umgebung weilte, wird chlorotrop, sucht immer wieder grüne Umgebung auf und maskiert sich mit grünen Pflanzenteilen, bis es etwa durch erzwungenen Aufenthalt in roter Umgebung erythrotrop wird. Aehnliche Aenderung der Tendenz, eine bestimmt gefärbte Umgebung aufzusuchen, haben wir ja oben auch für die Leanderarten kennen gelernt. Der Maskierungsinstinkt wird weder durch Durchschneidung der Gehirnkommissuren noch durch Blendung des Tieres aufgehoben, nur fehlt vor allem im letzteren Fall die Farbenwahl.

Es zeigt sich also, daß ein Instinkt, dessen eigentliche Bedeutung uns nicht näher bekannt ist, sekundär durch Vermittlung des Gesichtssinnes zu einer für das Tier nützlichen Gewohnheit wird. In einer ähnlichen Weise deute ich, wie ich schon 1907 auseinandergesetzt habe, auch die meisten anderen Fälle von schützender Aehnlichkeit. Bei den oben besprochenen Dekapoden (Actaea, Huenia) würde es sich um Strukturen, Formen des Körpers und seiner Anhänge etc. handeln, welche durch äußere Einflüsse, durch Mutation oder sonstwie entstanden waren, und welche sekundär das Tier veranlaßten, eine ihm ähnliche Umgebung aufzusuchen.

Das gilt nach meiner Ansicht auch für die in den Chromatophoren enthaltenen Farbstoffe. Meine oben mitgeteilten Beobachtungen (vgl. vor allem 6, 7, 8 auf p. 236 ff.) haben mir die Ansicht aufgedrängt, welche auch GAMBLE und KEEBLE aussprachen, nämlich daß die Farbstoffe wesentliche Bestandteile des Stoffwechsels der Garneelen sind. GAMBLE und KEEBLE haben zahlreiche Tatsachen angeführt, welche sehr dafür sprechen. Bei den Küstenformen der Dekapoden, welche auf verschieden gefärbtem Untergrund leben, wird nun die Verschiebung der Farbstoffe in den Chromatophoren vom Nervensystem beeinflußt und vom Auge geleitet. So können viele von diesen Tieren ihre Farbe, entsprechend ihrer Umgebung ändern und aktiv Schutzfärbung annehmen. Das Vorhandensein der Farbstoffe ist also bei ihnen primär durch Stoffwechselvorgänge bedingt, welche mit dem Schutzbedürfnis der Tiere gar nichts zu tun haben. Sekundär werden diese Farbstoffe ausgenutzt, um durch ihre Anordnung im Organismus schützende Aehnlichkeit herbeizuführen.

Wie verhalten sich aber nun die durchsichtigen Tiere des Planktons, die purpurroten Tiefsee- und die azurblauen Hochseebewohner? Allgemein findet man auch deren Färbung als Schutzfärbung gedeutet. Ich konnte nie recht an diese Deutung glauben. Bei den Kristalltieren des Planktons wird angenommen, daß ihre glasartige Durchsichtigkeit sie wenigstens vor einer Anzahl von Feinden zu schützen vermöge. Diese Annahme hat zunächst etwas Bestechendes. Wenn man ein Glas mit Meerwasser geschöpft hat und erst nach langem Beobachten und nach Gewöhnung des Auges die Umrisse der Tiere aus ihren weniger durchsichtigen Teilen oder den gefärbten inneren Organen errät, dann drängt sich unwillkürlich die Vorstellung auf, daß diese Durchsichtigkeit den Tieren einen Schutz gewähren muß. Ich bin auch nicht der Ansicht, daß Durchsichtigkeit stets ohne schützende Wirkung ist. So fiel mir schon 1898 in Westindien und Mexiko, als ich dort zahlreiche Libellen sammelte, auf, daß manche Arten derselben die wasserklare Durchsichtigkeit ihrer Flügel ausnützten, um sich zu verbergen. Ich beobachtete einige Arten, welche bei der Verfolgung sich an Rohrstengeln niederließen, den Leib parallel dem Rohr hielten, wie das ja auch viele unserer Libellen tun, und die zusammengeklappten Flügel senkrecht aufrecht hielten. So verharrten sie ganz ruhig, ohne aufzufliegen und entgingen, vor allem, wenn sie sich plötzlich niedersetzten, der Verfolgung. Es ist sehr wohl möglich, daß sie in dieser Weise sich vor den sie verfolgenden Vögeln retten.

Ich bin überzeugt, daß die Durchsichtigkeit der Flügel in Gemeinschaft mit der Gewohnheit, bei Verfolgung sich niederzusetzen, für diese Libellen nützlich ist. Aber es scheint mir nicht wahrscheinlich, daß der Schutz, den die Tiere durch diese Eigentümlichkeit genießen, die Triebkraft war, welche die Durch-

sichtigkeit der Flügel erzeugte. Es gibt ja zahlreiche Libellen mit durchsichtigen Flügeln, welche die beschriebene Gewohnheit nicht haben, sondern bei der Verfolgung davonfliegen und es gibt auch Libellen mit gefärbten Flügeln, welche sich ähnlich verhalten, wie die oben beschriebenen.

Auch für die Planktontiere mag sich aus der Durchsichtigkeit bisweilen ein Nutzen ergeben. Die meisten werden aber, wie oft schon hervorgehoben wurde, von Tieren verfolgt, welche ohne Wahl das Meerwasser filtrieren und vor deren überlegener Kraft und Schnelligkeit viele der kleineren Planktontiere sich gar nicht zu retten vermögen. Auch sind viele Planktonfresser Tiere, welche beim Beutefang gar nicht von den Augen geleitet werden, z. B. Medusen, Ctenophoren, Larven der verschiedensten Klassen, Salpen, Appendicularien etc. Daher sind schon von manchen Naturforschern Zweifel an der schützenden Wirkung der Durchsichtigkeit bei den Planktontieren geäußert worden.

STEUER hat in seiner Planktonkunde das wichtigste, was über die Farbe der Planktonten bekannt ist, zusammengestellt. Er hat dort auch eine Stelle aus meiner „Ostasienfahrt" zitiert und sich im wesentlichen meiner dort geäußerten Meinung angeschlossen. Jene Stelle lautet: „Wenn ich die ganze Fülle des Lichtes empfand, welches auf die unendliche Fläche niederstrahlt, stieg in mir der Gedanke auf, ob nicht die kristallene Klarheit der Tiere mit dieser Macht des Lichtes im Zusammenhang stände. Ist es nicht vielleicht für diese Tiere vorteilhaft, wenn die Mehrzahl der Sonnenstrahlen ihren Körper passieren muß, ohne gebrochen und reflektiert, ohne in besondere Energieformen umgesetzt zu werden? Und werden vielleicht besondere Strahlengattungen ausgenützt, wenn sie auf die grellgefärbten Organe im Innern der Tiere fallen? Besteht etwa ein großer kausaler Zusammenhang, welcher Luft, Wasser und lebende Substanz in bestimmter Weise aufeinander zu wirken zwingt?" (DOFLEIN, 1906.)

Seitdem ich dies schrieb, habe ich immer wieder über dieses Problem nachgedacht und versucht, wenigstens bei einigen Tierformen etwas tiefer in dasselbe einzudringen. Für die Dekapoden kommen wir zur Aufstellung einer Theorie, wenn wir die durchsichtigen Formen im Zusammenhang mit den roten Tiefsee- und den blauen Hochseebewohnern betrachten. Auch für diese Formen ist ja Schutzanpassung als Erklärung der Färbung herangezogen worden. Für die roten Tiefseeformen ist z. B. durch VERRILL und nach ihm durch andere angenommen worden, daß sie in dem grünlichen Licht der Tiefe infolge des komplementären Rots ihrer Färbung grau erscheinen und dadurch schlecht sichtbar seien. So sollte die rote Färbung durch Auslese entstanden sein. Daß diese Annahme rein erdacht ist und nicht viel mit den natürlichen Verhältnissen zu tun hat, liegt auf der Hand. Bei blauen Hochseeformen ist die Uebereinstimmung mit der blauen Farbe des Meeres so auffallend, daß man wohl berechtigt war,

an eine Schutzfarbe zu denken. Doch werden die blauen Hochseetiere nachgewiesenermaßen in großen Massen von ihren Verfolgern gefressen. Auch ist es bemerkenswert, daß keine entsprechende Anpassung bei den Bewohnern der grünen nordischen Meere vorkommt.

Für die roten Crustaceen der Tiefsee drängt sich nun auf Grund der Beobachtungen früherer Forscher, meiner oben angeführten Experimente und gewisser sogleich mitzuteilender Tatsachen der Histologie ihrer Chromatophoren eine Deutung auf, welche ohne Selektion auskommt und auf rein physiologischer Basis beruht.

Wir haben oben gesehen, daß in den Chromatophoren der dekapoden Krebse der Flachsee in der Hauptsache rotes, gelbes und blaues Pigment vorkommen. Wir sahen, daß bei Leanderarten, welche wochenlang im Dunkeln gehalten werden (p. 236), das rote Pigment vorzuherrschen beginnt, so daß die Tiere eine rote Färbung annehmen. Diese Beobachtung erfährt erst die richtige Beleuchtung, wenn wir die Chromatophoren der Tiefseeformen zum Vergleich heranziehen. Bisher waren dieselben noch niemals im frischen Zustande untersucht worden. Im Jahre 1909 und 1910 hatte ich wiederholt Gelegenheit, bei den Fahrten des Fürsten von Monaco derartige Formen zu prüfen. Die Fänge waren zwischen Monaco und Korsika im Mittelmeer ausgeführt worden, und zwar in Tiefen von ca. 2000 m. Die Arten, welche zur Untersuchung kamen, waren purpurrote bathypelagische Garneelen, vor allem Acanthephyra grimaldii und Gennadas elegans Sm., außerdem noch Sergia.

Die Untersuchung lehrte, daß die Tiere nur einfarbige Chromatophoren besitzen. Dieselben enthalten ausschließlich rotes Pigment; es ist keine Spur von blauem oder gelbem Pigment vorhanden. Die Chromorhizen sind zum größten Teil sehr reichlich verästelt, der rote Farbstoff in ihnen reichlich und gleichmäßig verteilt. Wir können aus dem sich darbietenden Bild schließen, daß die Chromatophoren sich im Zustand der „Expansion" befinden (Taf. 17, Fig. 8 u. 9). Pigmentbewegungen waren während der mehrstündigen Beobachtungen nicht wahrzunehmen. Im Gewebe war keine blaue Farbe in gelöster oder sonstiger Form erkennbar. Es gelang zum Teil, die roten Garneelen tagelang am Leben zu erhalten (bei Gennadas elegans Sm.). Während dieser Zeit trat keine Aenderung der Färbung ein. Bei der Behandlung mit Alkohol trat eine leichte Aenderung des Farbtons ein, indem die purpurrote Färbung in ziegelrote überging. In Formol blieb die Färbung zunächst erhalten, später trat auch Umfärbung und im Verlauf einiger Monate Ausblassen der Farbe ein.

Nach diesen Beobachtungen müssen einige Annahmen aufgegeben oder modifiziert werden, welche von Faxon, Gamble und Keeble und von mir über die Ursache der Färbung der roten Tiefseegarneelen aufgestellt worden waren

FAXON hatte anschließend an die Versuche von POUCHET den Fang einiger mit blauen Flecken versehenen roten Exemplaren von sonst ganz roten Garneelenarten der Tiefsee folgendermaßen gedeutet: er nahm an, daß das Blau während des Heraufziehens der Tiere aufgetreten sei und eine Durchgangsstufe darstelle zu irgendeiner Färbung, wie sie bei Küstenformen vorkommt. Bei den Tiefseeformen fehlen nach seiner Meinung die blauen Pigmente nicht vollkommen, sie seien nur durch die Expansion der roten Chromatophoren verdeckt, welche durch die Dunkelheit, in der die Tiere leben, bedingt sei. Zu diesem Schluß veranlaßte ihn die Beobachtung POUCHETs, daß gewisse Arten von Garneelen, denen die Augen abgeschnitten wurden, sogleich rote Farbe annahmen. Hier beruht die Erscheinung auf der Expansion des roten Pigments [1]). Offenbar nimmt er an, daß ähnlich wie das blaue auch das gelbe Pigment bei den Tiefseeformen nur verdeckt sei.

GAMBLE und KEEBLE (1900) haben sich dieser Ansicht angeschlossen und auch ich war zuerst geneigt, sie für richtig zu halten. Es kann auch sein, daß sie für gewisse Formen zutrifft. Ich hatte vermutet, daß der Schock, welchen die Tiere bei der plötzlichen Versetzung ans Tageslicht erfahren, eventuell auch in Betracht komme, um die Rotfärbung in der Tiefe anders gefärbter Tiere zu erklären (DOFLEIN 1904). Die rote Farbe wäre also bei solchen Individuen erst während des Fangs angenommen worden. Ich habe aber schon damals die Ansicht ausgesprochen, daß genauere Untersuchungen zur Erledigung der Frage notwendig seien. Ich habe auch solche Untersuchungen während meiner ostasiatischen Expedition in Japan begonnen. Damals konnte ich feststellen, daß Garneelen, welche sonst nur in blutroten Exemplaren in größeren Tiefen gefangen wurden, im japanischen Meer, wo sie in geringeren Tiefen vorkommen, anders gefärbt sind, z. B. graugrün (Heterocarpus ensifer M.-E., DOFLEIN 1906). Die histologische Untersuchung der Chromatophoren zwingt uns nun zu einer anderen Deutung, als sie bisher versucht wurde. In den Chromatophoren der echten Tiefseegarneelen ist eben nur der eine, der rote Farbstoff vorhanden.

Dieser rote Farbstoff, welcher bei allen höheren Crustaceen weit verbreitet ist, ist nun schon wiederholt auf seine chemische Zusammensetzung untersucht worden, und zwar vor allem von MOSELEY, KRUKENBERG und NEWBIGIN (1897). Aus diesen und anderen Untersuchungen geht hervor, daß er zur Gruppe der Lipochrome gehört. Die Versuche und Beobachtungen zeigen, daß der rote und blaue Farbstoff offenbar Modifikationen derselben Verbindung oder einander sehr nahe stehende Verbindungen sind. Es geht der eine sehr leicht in den anderen

1) FAXON geht offenbar noch von der Annahme aus, daß das rote und gelbe Pigment in verschiedenen Chromatophoren enthalten sei.

über. Das blaue „Cyanokrystallin“ geht beim Erhitzen, beim Zusatz von Säuren und Alkalien usw. außerordentlich leicht in das rote „Crustaceorubrin“ über. Nach MARION NEWBIGIN (1897) löst sich das Crustaceorubrin in manchen Lösungsmitteln (Aether, Petroläther) in gelber Farbe; wenn das Lösungsmittel wieder eingedampft wird, wird die rote Farbe wieder hergestellt. Es ist also wahrscheinlich, daß auch das gelbe Pigment keine besondere Bildung ist. Da das Crustaceorubrin ferner von Eiweißlösungen leicht aufgenommen wird und sich mit dem Kalk des Crustaceenpanzers zu einer orangefarbenen Verbindung vereinigt, so ergibt sich die Möglichkeit, alle in den Chromatophoren auftretenden Pigmente als Verbindungen einer Grundsubstanz anzusehen.

Die Untersuchungen von GAMBLE und KEEBLE haben diese Autoren zu der Ansicht geführt, daß die Pigmente der höheren Crustaceen im Stoffwechsel mit Notwendigkeit auftretende Substanzen sind, Sekreten vergleichbar, die Chromatophoren sind bis zu einem gewissen Grade mit Drüsen zu vergleichen. Ich kann mich dieser ihrer Ansicht nur anschließen. Ja, man kann sogar sagen, daß die Bildung des blauen Pigments und dessen Uebertritt in das Gewebe einen direkt der Beobachtung zugänglichen Fall von innerer Sekretion darstellt.

Um vom Wesen der Crustaceenfarbstoffe eine vertiefte Kenntnis zu erlangen, scheint es mir nützlich, von einer Anschauung auszugehen, zu welcher ich durch meine Beobachtungen geführt worden bin. Ich möchte diese Theorie folgendermaßen formulieren.

Im normalen Leben der höheren Dekapoden bilden sich im Verlauf des Stoffwechsels in drüsenartigen Organen, den Chromatophoren, Pigmente. Die Bildung dieser Pigmente wird vom Licht beeinflußt. Schwaches Licht genügt zur Erzeugung des roten Pigmentes. Unter dem Einfluß des Lichtes und noch unbekannter Stoffwechselvorgänge kann das rote Pigment sich in einen blauen und einen gelben, eventuell auch weißen Farbstoff umwandeln. Ueber den gelben und weißen Farbstoff ist noch sehr wenig bekannt; sie sind vielleicht Verbindungen der Farbstoffgrundkomponente mit anderweitigen Bestandteilen des Crustaceenkörpers, etwa Kalksalzen des Panzers.

Der blaue Farbstoff ist ein Derivat des roten Pigments. Er entsteht unter dem Einfluß des Lichts und tritt in die Gewebe über, indem er in Lösung übergeht. In den Geweben wird er farblos und verschwindet, offenbar unter dem Einfluß von chemischen Vorgängen, an denen er beteiligt ist. Die Zerstörung der blauen Färbung geht ebenfalls vorwiegend unter dem Einfluß des Lichtes vor sich. Der blaue Farbstoff ist also ein intermediär auftretendes Produkt, welches nur bei massenhafter Produktion sichtbar wird, sonst ebenso schnell zerstört wird, als es sich bildet.

Diese Anschauung würde es erklären, warum in den Tiefseegarneelen nur rotes Pigment vorkommt, ferner warum in den im Dunkeln gehaltenen Leanderarten das rote Pigment zu überwiegen beginnt. An diese Theorie würde sich eventuell auch eine Erklärung der Farblosigkeit vieler Planktoncrustaceen und der blauen Farbe der Hochseeformen anschließen lassen. In den Oberflächenschichten des Wassers halten sich die Erzeugung von Pigment und seine Zerstörung durch das Licht die Wage. Kleine Mengen von Pigment lassen sich ja in fast ganz durchsichtigen Formen noch nachweisen. Bei den Hochseeformen mit blauer Färbung ist aber die Erzeugung des blauen Pigments in dem intensiven Licht der Oberfläche eine so starke, daß sie über die Zerstörung überwiegt.

Das Licht ist also bei all diesen Prozessen der Pigmentbildung und Pigmentumwandlung im Körper unserer Crustaceen ein sehr wichtiger Faktor. Er ist aber nicht der einzige. Auch andere Kräfte können auf den Stoffwechsel eine die Pigmentverhältnisse beeinflussende Wirkung haben. So zeigte es sich ja in dem p. 237 geschilderten Versuch, daß durch Einwirkung von Kälte Blaufärbung der Tiere herbeigeführt wird; das wäre nach meiner Auffassung dadurch bedingt, daß die tiefe Temperatur die Zerstörung des blauen Farbstoffs im Gewebe hintanhält und dadurch zu dessen Aufspeicherung führt.

Es ist möglich, daß auch bei anderen Tieren als den Crustaceen die Körperpigmente ähnlichen Gesetzmäßigkeiten unterworfen sind. Doch erfordern alle diese Zusammenhänge noch sorgfältige Untersuchungen.

Schließlich möchte ich nicht unterlassen, zu erwähnen, daß man aus den Tatsachen über die Bildung und Lagerung der Pigmente im Leanderkörper auch den umgekehrten Schluß ziehen könnte, als ich ihn gezogen habe. Es wäre ja nicht ausgeschlossen, daß die Bildung des blauen Farbstoffs im Gewebe des Körpers erfolgt, daß er dann von den Chromatophoren, welche dann mit Phagocyten zu vergleichen wären, aufgespeichert wird, wobei im Zellkörper der Chromatophorenzelle die Umwandlung in den roten, resp. gelben oder weißen Farbstoff erfolgt.

Einige Beobachtungen sprechen ja auch für diese Annahme, so die Zunahme des Farbstoffs in den Chromatophoren zu bestimmten Zeiten und die leichte Umwandlung des blauen Farbstoffs in den roten. Doch scheint mir vorläufig die zuerst formulierte Theorie mit der größeren Anzahl von Tatsachen zu harmonieren.

Ich will die Untersuchungen fortsetzen, um größere Sicherheit für die Deutung zu gewinnen.

## 8. Stellung und Bewegung der Leanderarten.

### Aufbäumereflex, Bereitschaftstellung und Suchgang.

Wie alle am Boden beweglichen Tiere, so haben auch die Leanderarten eine typische Ruhestellung. Sie nehmen sie nur dann ein, wenn sie durch keinerlei Veränderungen in ihrer Umgebung beunruhigt sind. Leander xiphias berührt in der Stellung der absoluten Ruhe mit 6 Beinen und mit dem Ende des Schwanzfächers den Boden. Die Beine sind winklig abgestellt, so daß Ischiopodit und Meropodit wagerecht vom Körper abstehen, Carpopodit und Propodit zu ihnen einen stumpfen Winkel bilden, während der Dactylopodit fast senkrecht

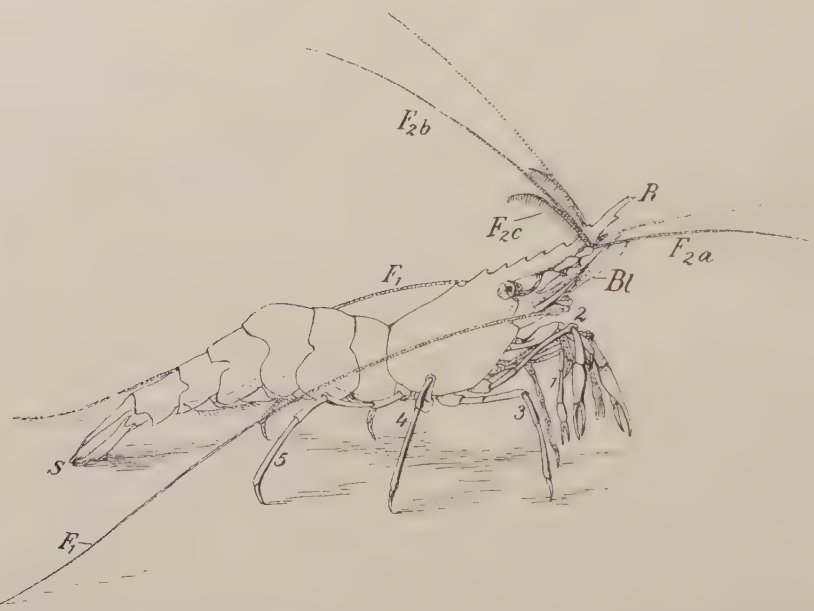



Fig. A. Ruhestellung von Leander xiphias. 1—5 Thorakalbeine. *S* Schwanzfächer. *R* Rostrum. *Bl* Blattanhänge der äußeren Antennen. $F_1$ Geißel der äußeren Antennen. $F_2a$, $F_2b$, $F_2c$ Geißeln der inneren Antennen.

steht und nur mit der Spitze den Boden berührt. Der Schwanzfächer ist zusammengeklappt und berührt ebenfalls mit der Spitze den Boden. Damit hängt zusammen, daß das Abdomen in seiner hinteren Hälfte schief zum Boden geneigt ist, während die vordere Hälfte annähernd wagerecht, resp. parallel dem Untergrund steht, auf welchem das Tier sitzt. Der Cephalothorax wird etwas schief aufgerichtet gehalten, wie das aus der beistehenden Textfigur A, ferner aus den Figuren 1—3, Taf. 17 zu ersehen ist. Wie aus diesen Figuren ebenfalls zu entnehmen ist, ist auch die Haltung der Antennenfäden sehr charakteristisch. Die äußere

Antenne besitzt nur einen Fadenanhang, der nach rückwärts abgeknickt in einem spitzen Winkel zur Längsachse des Körpers gehalten wird. Es kommt auch vor, daß er im rechten Winkel vom Körper absteht. Die innere Antenne besitzt drei fadenförmige Anhänge, von denen einer lang, einer von mittlerer Länge und einer sehr kurz ist. Der mittellange wird in der Fortsetzung der Längsachse des Körpers nach vorn gehalten, der längste wird nach oben gerichtet gehalten, bald senkrecht, bald etwas mehr nach vorn oder nach hinten geneigt (vgl. Fig. A). Die gleiche Stellung wie er nimmt der ganz kurze Anhang ein, welcher zum Teil mit ihm verwachsen ist. Er ist stets etwas nach außen gerichtet. Je nach der Beschaffenheit des Untergrundes finden sich natürlich in der Stellung und Haltung der Beine kleine Verschiedenheiten; auch finden sich kleine Varianten der Antennenhaltung. Aber im großen und ganzen findet sich stets die gleiche charakteristische Verteilung der am weitesten vorspringenden Teile des Körpers. Es ergibt sich ohne weiteres aus der Beobachtung des lebenden Tieres, daß diese Stellung es dem Tier ermöglicht, mit seinen Sinnesorganen die ganze Umgebung zu beherrschen. Das Tier ist nach allen Seiten vor Annäherung gesichert und nimmt diese Stellung nur im Zustande der absoluten Ruhe ein. Während dieser Ruhestellung werden die Scheren nach vorn senkrecht abgebogen gehalten, ebenso das äußerste Mundgliedmaßenpaar. Die einzigen Bewegungen, die man an dem Tier dann wahrnimmt, sind zuckende Bewegungen an den Antennenfäden, wirbelnde Bewegung der die Respiration vermittelnden Anhänge und die später genauer zu schildernden Bewegungen des zweiten Scherenpaares, welches als Putzschere dient.

Erfolgt irgendeine Veränderung der Umgebung des Tieres, welche einen Reiz ausübt, so geht das Tier in eine andere Stellung über. Ist der Reiz sehr stark, oder wiederholt er sich oft, so erfolgt ein Vorgang, welchen BETHE als den „Aufbäumereflex“ beschrieben hat. BETHE hat speziell bei Krabben (Carcinus maenas) eine ganz entsprechende Art der Reaktion festgestellt. Beim Aufbäumereflex der Leanderarten werden die Antennenfäden nach vorne gerichtet, das Tier kehrt seine Front der Richtung zu, von welcher der Reiz es getroffen hat. Die Beine werden weit abgespreizt, ebenso die Scherenfüße, deren Scheren weit geöffnet werden. Der ganze Körper nimmt eine schief nach oben gerichtete Stellung ein, wobei er in der Regel den Boden noch mit dem Ende des Schwanzfächers berührt. In dieser Stellung verharrt das Tier krampfartig, um auf einen geringeren Reiz auf den sich annähernden Gegenstand loszufahren, bei stärkerem Reiz durch Rückstoßbewegung zu fliehen. Diese Vorgänge werden später genauer besprochen werden.

Zwischen der Ruhestellung und dem Aufbäumereflex gibt es aber noch einige charakteristische Stellungen, die von dem Tier eingenommen werden, wenn

nur eine geringe Störung in seiner Umgebung sich ereignet hat. Auf Reize von mittlerer Stärke nimmt das Tier eine Stellung ein, welche ich als die „Bereitschaftsstellung" bezeichne. Das Tier berührt dann nur noch mit den Enden der letzten Beinpaare den Boden. Es duckt sich, indem es die Gelenke der Beine stärker abbiegt, der Schwanzfächer wird über den Boden gehoben, der ganze Körper nimmt dadurch eine geradgestreckte Haltung ein. Während der Faden der äußeren Antennen nach hinten gerichtet bleibt, bewegen sich der lange und ganz kurze Faden der inneren Antennen meist etwas nach vorn. Das vorderste Beinpaar wird nach vorn gestreckt, ebenso die beiden Scherenfüße, deren Scheren meist weit geöffnet werden.

Je nach der Stärke des Reizes finden sich Uebergänge zwischen dieser Bereitschaftstellung und der Ruhestellung einerseits sowie dem Aufbäumereflex andererseits. Das Tier kann aus der Bereitschaftsstellung zu Angriff oder Flucht übergehen, ohne daß der Aufbäumereflex eingetreten wäre.

Die Abdominalbeine sind in der Regel in der Ruhestellung gegen die untere Seite des Abdomens geklappt. Da die Seitenteile der Abdominalpanzerung vorragen, so sieht man sie kaum. Doch kommt es vor, daß, während das Tier absolut ruhig sitzt, die Abdominalbeine bewegt werden, und zwar sind es nicht alle gleichzeitig, sondern vielfach nur einzelne derselben, welche ganz langsam bewegt werden. Dadurch wird das Tier nicht von der Stelle bewegt, nicht einmal erschüttert. Jedenfalls wird durch diese langsame Bewegung der Abdominalbeine ein Wasserwechsel in der Umgebung des Tieres herbeigeführt und dadurch sein Atemwasser erneut.

Von Zeit zu Zeit sehen wir die Garneele sich in Bewegung setzen. Sie nimmt dabei zunächst die Bereitschaftsstellung ein und geht langsam auf dem Boden einher, wobei man deutlich den Eindruck hat, als suche das Tier die Umgebung ab. Ich bezeichne diese Art der Bewegung als den „Suchgang" Dabei wird das Kopfende des Tieres gehoben, der ganze Körper etwa parallel dem Boden gehalten. Der Schwanzfächer ist gehoben und gespreizt, etwas schief nach oben gerichtet. Die Bewegung erfolgt nur auf den vier hinteren Beinen, welche hochgehoben, d. h. nur schwach abgeknickt sind. Die Bewegung wird durch langsames Hebeln mit den Beinen herbeigeführt und erfolgt fast wie gleitend, ohne Schwankungen des Körpers.

Dabei werden beide Scherenpaare etwas nach vorn dicht über dem Boden gehalten. Das große Scherenpaar befindet sich weiter nach außen, das kleine Scherenpaar dazwischen. Auch die Kieferfüße werden nach vorn gestreckt. Beide Scherenpaare sind geöffnet, in Bereitschaftsstellung, die Antennenhaltung entspricht auch vollkommen derjenigen bei der Bereitschaftsstellung.

## 9. Vergleich mit anderen Garneelen, besonders den Tiefseeformen.

Die Haltung der Leanderarten ist für sie als litorale Nektontiere charakteristisch. Die Haltung und das Benehmen anderer Garneelen ist vielfach sehr abweichend, vor allem gilt das für die im Sand sich einwühlenden Nika- und Peneusarten, für die in Muscheln lebenden Formen etc. Sehr viele Formen haben allerdings das gemein, daß sie sich mit ihren Antennenfäden nach allen Seiten sichern, wie ein Panzerschiff durch seine Torpedonetze, so z. B. der reizende Palaemonetes varians aus dem Süßwasser. Besonders ist mir das auch bei Stenopus hispidus aufgefallen. Dieses schöne Tier konnte ich in Japan oft beobachten. Sein bunt gefärbter Körper ist nach allen Seiten von den blendend weiß gefärbten sehr langen Antennenfäden gesichert.

Viele der pelagischen, besonders der bathypelagischen Formen nehmen eine ganz andere Haltung ein und benützen ihre Körperanhänge ganz anders als die Leanderarten. Viele unter diesen Tiefseegarneelen besitzen besondere Einrichtungen an ihrem Körper, um ihn dauernd in wagrechter Stellung erhalten zu können. Andere verzichten darauf und schwimmen, indem sie dauernd ihre Längsachse senkrecht halten, wodurch sie fast wie riesige Copepoden aussehen. Das ist z. B. der Fall bei Gennadas, Sergia, Sergestes. Bei diesen Formen dienen die Antennen, vielfach auch die Beine, als Mittel, um den Reibungswiderstand im Wasser zu erhöhen. Zu diesem Zweck sind sie sehr lang und zum Teil mit langen gefiederten Borsten besetzt. Manche der Tiefseeformen unter den pelagischen Garneelen tragen geradezu einen eigenartigen Pelz aus schönen gefiederten Haaren an verschiedenen Teilen des Körpers.

Bei Gennadas, Sergia und anderen Formen kann man eine eigenartige Umgestaltung der Geißel der äußeren Antennen beobachten, welche im Zusammenhang mit deren Verwendung als Hilfsmittel zum Schweben steht. Die Geißel ist im ersten Drittel ihres Verlaufs sehr steif und kann infolge besonderer Versteifungseinrichtungen fast wagrecht vom Körper abgespreizt gehalten werden. Eine eigenartige Kurve leitet zum weichen Endteil der Geißel über, welcher mit steifen langen Borsten bedeckt ist. Beim Schweben hängt nun die Garneele in diesem Schwebapparat wie an einem Reck. Es ist sehr interessant die wechselnden Bewegungen der lebenden Tiere zu beobachten.

Ich will hier mich mit diesen kurzen Bemerkungen begnügen. An anderer Stelle will ich die Beobachtungen an lebenden Tiefseeformen eingehender veröffentlichen. Dann werde ich auch die Beobachtungen und Deutungen zur Darstellung bringen, welche ich an totem, von Expeditionen gesammeltem Material

gemacht habe. Alle diese Resultate waren nur zu erzielen, da mir die eingehender studierte Biologie der Leanderarten einen Anhaltspunkt bei der Vergleichung darbot.

## 10. Funktion des Schwanzfächers.

Der Schwanzfächer der Garneelen besteht aus einem Mittelteil und zwei Seitenteilen. Der Mittelteil ist das letzte Abdominalglied, welches nach hinten spitz zuläuft, ziemlich schmal ist und an der oberen Seite einen kantigen oder abgerundeten First besitzt. Die an der Basis desselben entspringenden, noch dem vorhergehenden Abdominalglied ansitzenden Seitenteile sind meist länger als der Mittelteil; sie sind blattförmig abgeplattet und an den Rändern mit langen starren Haaren versehen. Versteifungseinrichtungen erhalten den Lamellen ihre platte Form. Je ein Seitenteil entspricht einem Crustaceenspaltfuß. An eine Basis schließen sich zwei Aeste an, deren jeder in Form einer ovalen, langgestreckten Lamelle ausgebildet ist. Im ruhenden Zustand ist die äußere Lamelle unter die innere gelegt und sie zusammen liegen den Lamellen der anderen Seite genähert, mit ihrer Innenkante unter dem letzten Abdominalglied.

Die beiden Lamellen können nun in verschiedener Weise zueinander im Winkel gestellt werden, so daß sie, aneinander entlang gleitend, mit dem letzten Abdominalglied zusammen eine Fläche oder Schwanzflosse von wechselnder Breite darstellen. Aber nicht nur die Breite dieses Gebildes kann verändert werden, es

Fig. B. Verschiedene Stellungen der Seitenteile des Schwanzfächers bei Leander xiphias, im Querschnitt dargestellt. A bei Bereitschaftsstellung, B bei Ruhestellung.

können die einzelnen Teile zueinander alle möglichen Stellungen einnehmen, so daß die Möglichkeit gegeben ist, die Form des gesamten Schwanzfächers in mannigfaltiger Weise zu wechseln. Das geschieht nun, wie man durch Beobachtung des normalen Tieres feststellen kann, sehr häufig. Während der Ruhestellung des Tieres, wenn es mit dem Schwanzfächer den Boden berührt, ist derselbe zusammengeklappt, doch kommt es auch vor, daß er schwach gespreizt etwas vom Boden erhoben wird; meist ist er dann als Ganzes etwas schief gestellt (Fig. B *B*). Bei der Bereitschaftsstellung werden die Seitenteile gegen das letzte Glied des Abdomen etwas winklig gestellt, so daß der ganze Schwanzfächer eine flache, nach oben offene Rinne bildet (bei L. xiphias) (Fig. B *A*).

Bei allen Bewegungen des Tieres spielt nun der Schwanzfächer eine wichtige Rolle. Bei jeder Stellungsänderung des Gesamtkörpers tritt irgendeine Ver-

änderung in der Stellung und Spreizung des Schwanzfächers auf, er wird wie ein Taubenschwanz bewegt, gespreizt, schief gestellt. Es ist unverkennbar, daß diese Formveränderungen des Schwanzfächers eine Beziehung zur Erhaltung des Gleichgewichts haben.

Beobachtungen über die Sinnesorgane des Schwanzfächers, welche mit den hier geschilderten Tatsachen im Zusammenhang stehen, sind weiter unten im Kapitel über die Tangorezeption angeführt.

Die Hauptrolle spielt der Schwanzfächer natürlich bei dem sprungweisen Rückwärtsfliehen, worauf wir unten zurückkommen werden. Es ist aber sehr merkwürdig, daß Exemplare, welchen man die Seitenteile des Schwanzfächers vollkommen amputiert, in ihren Bewegungen wenig beeinflußt sind. Die von mir in dieser Weise behandelten Individuen zeigten allerdings die Tendenz, sich am Boden, an den Wänden und in den Ecken des Aquariums aufzuhalten, und zwar mehr noch als dies bei den normalen Individuen der Fall ist. Sie hielten sich ruhig und wenig beweglich am Boden, doch waren sie sehr reizbar, führten normale Fluchtbewegungen aus und schwammen dabei ohne das Gleichgewicht zu verlieren. Auch Tiere, denen nur die eine Hälfte des Schwanzfächers weggenommen war, zeigten sich in ihrer Beweglichkeit auffallend wenig beeinflußt. Nicht einmal die Sicherheit der Bewegungen ist bei solchen Exemplaren stark abgeändert.

Einigemal konnte ich an Exemplaren, denen ich den Schwanzpleopoden auf der einen Seite amputiert hatte, eine sehr merkwürdige Beobachtung machen. Der verschonte Pleopod der anderen Seite verfärbte sich nach einigen Tagen, wurde vollkommen rot, starb ab und wurde abgestoßen. Ich kann nicht entscheiden, ob dies eine regelmäßige Erscheinung ist, die Beobachtungen scheinen mir immerhin der Beachtung wert zu sein.

## 11. Die Funktion der Abdominalbeine.

Die Garneelen besitzen am 1. bis 5. Abdominalsegment je ein Paar „Pleopoden“ (vgl. Fig. C). Es sind dies Spaltfüße, welche an einem basalen einfachen Teil zwei lanzettlich abgeplattete Fortsätze tragen, deren Ränder mit einem starken Haarsaum besetzt sind. Sie sind bei den Leanderarten nicht sehr lang und relativ schmal. Wenn das Tier in Ruhestellung am Boden sitzt, werden sie, wie schon oben erwähnt, nicht bewegt, sondern werden gegen das Abdomen geklappt und sind dann für den das Tier von der Seite Beschauenden durch die nach unten vorragenden Lamellen des Abdomens verdeckt. Doch kommt auch bei dem stillsitzenden Tier langsame Bewegung der Abdominalbeine vor und ich habe dies oben mit der Zuführung von frischem Atemwasser in Verbindung gebracht. Sitzt

das Tier ruhig und schlägt mit den Pleopoden, so werden oft leichte Wackelbewegungen des Abdomens erzielt.

Bei diesen langsamen Bewegungen kann man erkennen, daß die Abdominalbeine sich einzeln bewegen können, es kommt vor, daß nur 1, 2 oder 3 Beinpaare gleichzeitig bewegt werden. Meist aber — und dies ist bei allen rascheren Bewegungen der Fall — werden alle gleichzeitig bewegt. Aber sie schlagen nicht simultan, sondern in einer fortschreitenden Bewegung. Dabei ist es ganz deutlich, daß die einzelnen Beine in folgender Reihenfolge nacheinander schlagen: 2, 3, 4, 5 folgen unmittelbar aufeinander, wobei 1 gewöhnlich fast gleichzeitig oder ein klein wenig nach 2 seinen Schlag ausführt.

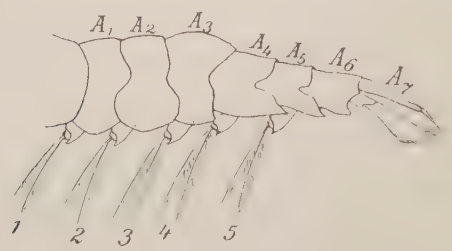



Fig. C. Abdomen von Leander xiphias. $A_1$—$A_7$ Abdomensegmente. 1—5 Abdominalbeine = Pleopoden.

Die Schläge der Abdominalbeine erfolgen von oben und vorn nach unten und hinten. Die Folge ist natürlich eine Vorwärtsbewegung des ganzen Körpers mit gleichzeitiger Tendenz zum Aufsteigen. Ich habe einige Beobachtungen gemacht, um die Schlagfrequenz der Pleopoden festzustellen. Ein kleines Exemplar von Leander xiphias zeigte, während es ganz langsam im Wasser aufstieg, folgende Schlagfrequenzen, welche mit der Arretieruhr festgestellt wurden.

6 Schläge in 3 Sekunden
12 „ „ 6 „
15 „ „ 8 „
20 „ „ 10 „
22 „ „ 10 „

Ein großes Tier, welches bei langsamem horizontalen Vorwärtsschwimmen beobachtet wurde, zeigte

7 Schläge in 4 Sekunden
5 „ „ 2 „
10 „ „ 5 „

Ein anderes Exemplar, ebenfalls von Leander xiphias, welches mit einem schweren Stück Fischfleisch langsam vorwärts schwamm, führte 60 Schläge in 30 Sekunden aus, dasselbe Tier ohne Last schlug bei raschem Vorwärtsschwimmen in 7 Sekunden 20mal. Es war dies der einzige Fall, in welchem ich eine auffälligere Beschleunigung der Schlagfrequenz nach Entlastung beobachtete.

Aus diesen und zahlreichen anderen Beobachtungen, welche ich gemacht habe, geht hervor, daß die Schlagfrequenz bei Leander xiphias fast stets zwei Schläge in der Sekunde beträgt; ob das Tier rasch oder langsam schwimmt, ob

es eine Last trägt oder nicht, die Schlagfrequenz ist immer annähernd dieselbe. Es scheint mir daraus zu folgen, daß die größere Leistung nicht durch eine Erhöhung der Schlagfrequenz, sondern durch kräftigeres Schlagen mit den Pleopoden erzielt wird. Das Tier kann mit den Pleopoden etwas schneller schlagen, aber es tut es in der Regel nicht.

Der Schlagrhythmus ist bei den Leanderarten durchaus nicht ganz regelmäßig, meist folgt eine kurze Anzahl von Schlägen (häufig sind es nur 5—7) aufeinander, worauf eine kurze Pause eintritt. Im Anfang des Schwimmens werden sehr langsame Pleopodenbewegungen ausgeführt, doch läßt sich eine rasch steigende Beschleunigung erkennen. Wenn das Tier eine längere Schwimmperiode durchführt, wird der Schlag der Pleopoden bald gleichmäßig, und überschreitet dann die oben angegebene Zahl von $2—2^1/_2$ Schlägen pro Sekunde nicht mehr. Es scheint dies auch die Minimalfrequenz zu sein, welche nötig ist, um das Tier schwebend zu erhalten.

Es ist deutlich erkennbar, besonders dann, wenn Schlammpartikel in der Nähe des Tieres auf dem Boden liegen, daß die Pleopodenschläge eine starke nach hinten gerichtete Wasserbewegung in der Umgebung des Tieres herbeiführen. Wenn die Schläge der Pleopoden nicht sehr stark sind, bewegt sich das Tier dabei nicht von der Stelle. Beim gewöhnlichen Gang auf den Thorakalbeinen erfolgt manchmal ein beschleunigender Schlag mit dem Pleopod 4 oder 5 oder mit beiden. Dadurch wird das Tier aber nicht über den Boden gehoben. Manchmal sieht man auch die Pleopoden nachhelfen, wenn der Hinterleib von dem ruhig sitzenden Tier gehoben wird; sie führen dann einige Schläge aus, durch welche die Hebung sichtlich gefördert wird.

Der Körper des Tieres hat ein höheres spezifisches Gewicht als das Wasser. Ohne aktive Bewegung sinkt das Tier im Wasser ziemlich rasch nach unten, doch bedarf es nur einer ganz leichten Stütze mit der Spitze von 2—3 Beinen, um sich selbst in überhängender Stellung an Felsen, den Aquarienkanten etc. oben zu erhalten.

Meist sieht man das Tier aus der Bereitschaftsstellung zum Schwimmen übergehen. Während der Bereitschaft sind die Pleopoden oft etwas abgehoben und beginnen sofort ihr Spiel, wenn das Tier sich anschickt, Schwimmbewegungen auszuführen. Vor dem Aufsteigen wird das Abdomen eingekrümmt, der Schwanzfächer weit gespreizt und es erfolgen starke Schläge nach hinten mit sämtlichen Pleopoden. Dadurch wird das Kopfende des Tieres nach oben gerichtet, das Abdomen wird dann wieder gestreckt, der Kopf bleibt senkrecht nach oben gerichtet und es erfolgt senkrechtes Aufsteigen durch reine Schwimmbewegungen.

Nach einiger Zeit erfolgt durch kurzes Anziehen des Abdomens und weites Spreizen des Schwanzfächers Uebergang in die wagrechte Stellung, in welcher das Tier eine Zeitlang schwimmen kann (vgl. Fig. D).

Meist aber erfolgt nach kurzer Zeit Geradestrecken des Körpers, die Pleopoden pausieren, es wird dann unter Anziehen der Beine durch Uebergewicht das Kopfende gesenkt, dann erfolgen wieder kräftige Pleopodenschläge und auf diese Weise aktives Absteigen des Tieres. Erst in der Nähe des Bodens in 2—5 cm Abstand beginnt rein passives Absinken durch Aufhören jeglicher Bewegung. Je nach der Schnelligkeit der Schwimmbewegung werden Beine

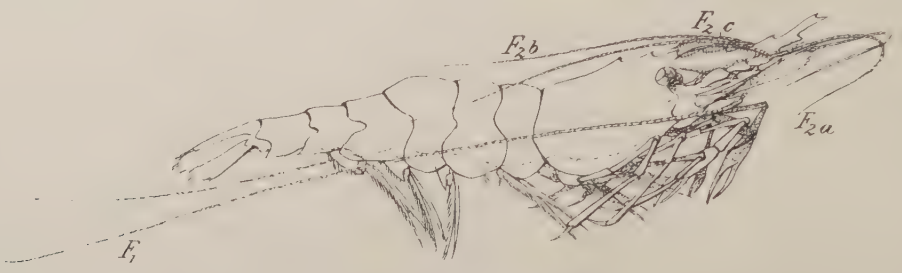



Fig. D. Leander xiphias beim Vorwärtsschwimmen. Die Geißeln der Antennen $F_1$ und $F_2$ *a—c* sind durch den Wasserdruck nach hinten umgebogen.

und Antennen verschieden gehalten. Beim Absinken werden all diese Anhänge weit vom Körper abgespreizt und dadurch offenbar der Reibungswiderstand erhöht (vgl. dazu Fig. E *B*). Bei rascher Bewegung sind jedoch Beine und Antennen nach hinten gerichtet. Die Geißel der äußeren Antennen ist dann ganz nach rückwärts gerichtet und verläuft meist unterhalb des Körpers. Ebenso können die lange und kurze Geißel der inneren Antennen gehalten werden, doch sind dieselben auch häufig aufgerichtet gelassen und werden dann ebenso wie die nach vorn gerichtete mittelgroße Geißel vom Wasserdruck einfach umgebogen (Fig. D).

## 12. Bemerkungen über das Schwimmen bei den bathypelagischen Garneelen.

Wir haben wiederholt hervorgehoben, daß die Leanderarten echte Nektontiere sind. Sie schwimmen nie sehr lange Zeit, ihre Abdominalbeine pausieren stets, nachdem sie eine kurze Zeit geschlagen haben. Auch sieht man diese Schwimmwerkzeuge oft lange Zeit in Ruhe verharren. Bei den pelagischen Tieren aus den verwandten Gruppen verhält sich das ganz anders. Auch die bathypelagischen Formen müssen sich in den intermediären Schichten des Ozeans durch andauernde Arbeit der Pleopoden schwebend erhalten, da ihr spezifisches

Gewicht vielfach nicht unerheblich größer ist als das des Meerwassers. Bei ihnen findet denn auch ein automatisches, rhythmisches Schlagen der Pleopoden statt, welches nie aufhört. Auch schlagen bei ihnen stets sämtliche Pleopoden, pausieren einzelner habe ich nie beobachtet. Die von mir lebend untersuchten Arten gehörten meist zu Gattungen, welche an den Thorakalbeinen wohlentwickelte Exopoditen besaßen. Obwohl diese pelagischen Garneelen zu den Dekapoden gerechnet werden, besitzen sie noch vollkommen entwickelte Spaltfüße an den Thorakalsegmenten.

Diese Spaltfüße sind nun z. B. bei Acanthephyra in eigenartiger Weise an den Schwimmbewegungen beteiligt. Der Gehfußast wird weit vom Körper abgespreizt und erhöht durch seine Form, Behaarung, Länge etc. den Reibungswiderstand. Trotzdem müßte das Vorderende des Tieres absinken, wie wir es bei längerem Schwimmen auch bei den Leanderarten beobachten können, wenn nicht die Schwimmfußäste der Thorakalbeine vorhanden und tätig werden. Sie schlagen ebenso intensiv wie die Abdominalfüße, und zwar in einheitlichem Rhythmus mit diesen. Wie diese hören sie niemals zu schlagen auf. Es muß also wohl für sie und die Abdominalfüße ein einheitliches Zentrum vorhanden sein, welches den Automatismus ihres Schlages reguliert.

Die großen bathypelagischen Garneelen halten stets das Abdomen in charakteristischer Weise eingekrümmt. Sie können sich nicht auf den Boden niedersetzen. Wenn sie, nachdem man sie eine Zeitlang am Leben erhalten hat, erschöpft auf den Boden des Aquariums niedersinken, so liegen sie stets auf der Seite. Aber auch dann schlagen Exopoditen und Abdominalfüße unablässig weiter, bis der Tod eintritt.

Form, Größe etc. der Abdominalbeine zeigen bei den bathypelagischen Garneelen interessante Anpassungen an das dauernde Schweben. Ich werde in einer anderen Arbeit davon manches zu berichten haben.

## 13. Fluchtreaktionen.

Wie viele andere höhere Krebse flieht eine Garneele vor einem stärkeren Reiz durch Rückstoß. Es ist dies eine ausgesprochene Schreck- resp. Fluchtbewegung. Das Schwimmen durch Rückstoß wird bei unseren Garneelen aus der Gattung Leander niemals zur gewöhnlichen Lokomotion benützt. Bei Tieren, welche im Aquarium eingewöhnt sind, tritt diese Reaktion sogar erst auf ziemlich starken Reiz ein. Bei Exemplaren dagegen, welche frisch eingesetzt sind, erfolgt die Schreckreaktion sehr prompt.

In der Regel geht der Schreckreaktion die Annahme der Bereitschaftsstellung voraus. Der Vorgang selbst verläuft ungefähr in folgender Weise: es

erfolgt ein plötzliches Einklappen des Abdomens und sodann ein rasches Strecken desselben, das Tier schießt mit der Schwanzspitze vorwärts (in der Richtung der Bewegung) durch das Wasser (Fig. E *A*). Beim Rückstoßschwimmen ist der Schwanzfächer halb zusammengeklappt, beim Aufhören der Rückwärtsbewegung jedoch wird er weit ausgebreitet. Zu gleicher Zeit werden die sämtlichen Beine weit

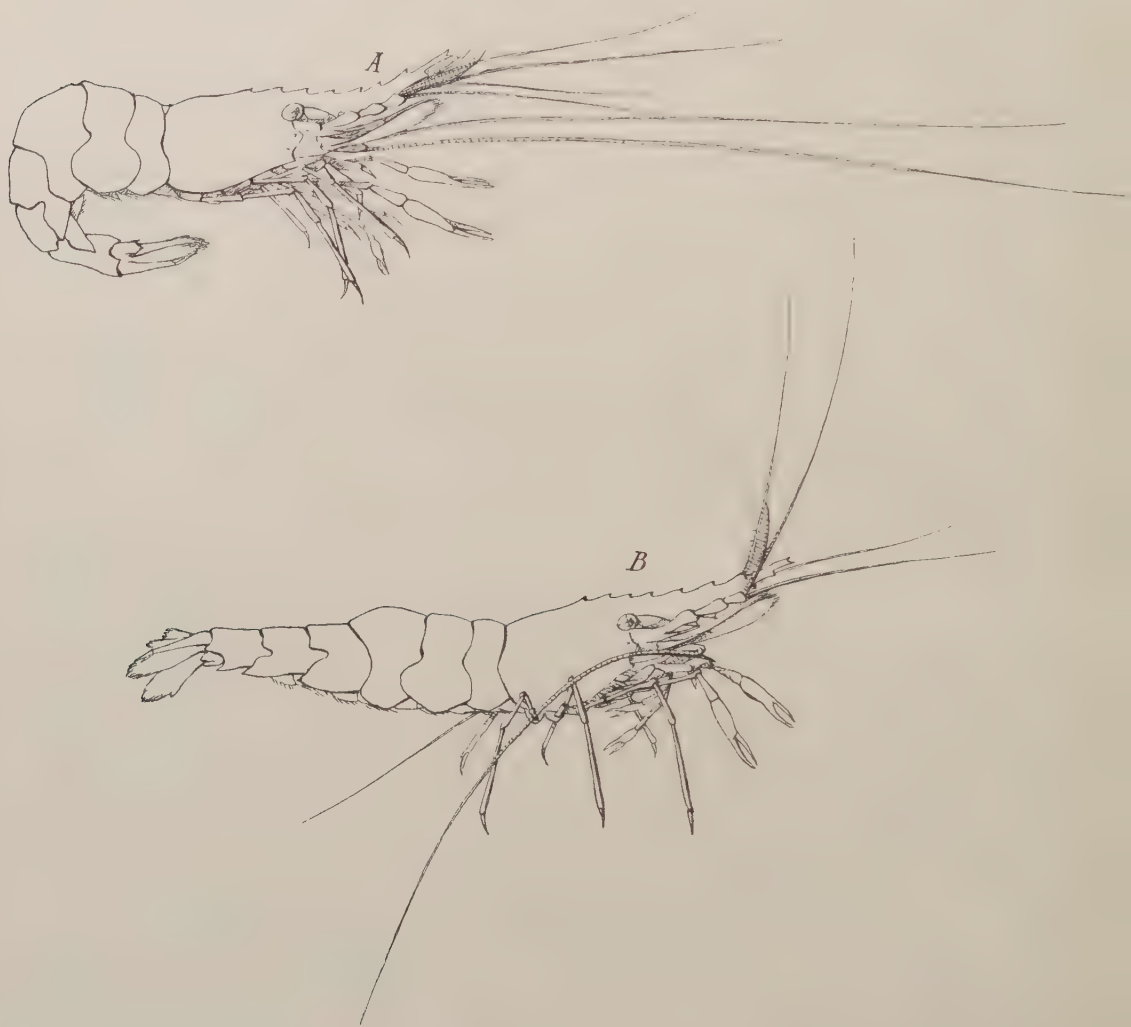



Fig. E. Zwei Phasen des Rückstoßschwimmens bei Leander xiphias. A Haltung während des Rückwärtssprunges. B Haltung während des Absinkens mit abgespreizten Körperteilen.

vom Körper abgespreizt (Fig. E *B*). Dieses hat eine Steigerung des Reibungswiderstandes zur Folge, dadurch erfolgt ein kurzes Schweben, während dessen das Tier sich orientiert, um sodann etweder eine neue Fluchtbewegung auszuführen oder langsam zu Boden zu sinken; es kommt auch vor, daß es dann unter Bewegung

der Pleopoden einem festen Gegenstand zuschwimmt. Beim Zubodensinken langt es gerade auf den ausgestreckten Beinen unten an und geht oft direkt zur Ruhestellung über. Beim Schwimmen durch Rückstoß sind sämtliche Antennengeißeln in bezug auf die Schwimmrichtung nach hinten (d. h. nach vorn vom Tier) gerichtet, ebenso die beiden Paare der Scherenfüße (Fig. E *A*). Im übrigen ist die Haltung des Tieres auf den Abbildungen mit möglichster Genauigkeit dargestellt. Bei Leander treillanus erfolgt der Rückwärtssprung genau so wie bei Leander xiphias. Bei diesem Tier ist es noch deutlicher zu sehen, daß der Schwanzfächer bei der Rückwärtsbewegung fast ganz zusammenklappt und sich erst nachher entfaltet.

Am leichtesten wird der Rückwärtssprung durch Reize, die von vorn kommen, ausgelöst. Ein Stoß mit einem Stäbchen, der von vorn gegen das Rostrum oder gegen die Antennen ausgeführt wird, löst sofort den Sprungreflex aus. Dies gilt für beide Leanderarten. Bei Leander treillanus habe ich wiederholt beobachten können, daß Stöße von hinten gegen das Abdomen, selbst wenn sie ziemlich derb waren, keinen Sprungreflex auslösten. Dagegen ist der Schwanzfächer auch bei diesem Tier empfindlicher. Exemplare von Leander xiphias dagegen springen meist im Winkel seitwärts-rückwärts, wenn sie von hinten mit dem Glasstab auf den Rücken des Abdomens oder den Schwanzfächer geschlagen werden. Leichte Stöße auf den Abdomenrücken führen aber auch bei ihnen zu keiner Reaktion.

## 14. Beobachtungen über die Ernährung der Leanderarten.

Wir haben schon oben erwähnt, daß die Leanderarten bei Tag gut fressen. Infolge ihrer Durchsichtigkeit sind Mundwerkzeuge, Magen und Darm und andere innere Organe bei der Aufnahme und Verdauung der Nahrung leicht zu beobachten. Infolgedessen eignen sich die Tiere sehr zu Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme.

Tiere, welche längere Zeit nichts gefressen haben, wandern oft längere Zeit ruhelos im Aquarium umher, auch haben sie die Neigung, entgegen ihren sonstigen Gewohnheiten, relativ viel im freien Wasser umherzuschwimmen. Sie sind ferner außerordentlich reizbar. Wirft man ein Stück irgendeiner zur Nahrung geeigneten Substanz ins Wasser, so werden die Tiere sehr unruhig, fahren sofort auf das Stück los, die Aufregung teilt sich nicht nur den in unmittelbarer Nähe des niedersinkenden Stückes befindlichen Exemplaren mit, sondern alle Exemplare im Aquarium werden sehr lebhaft.

Dabei ist es sehr deutlich erkennbar, daß in hellen Aquarien das niedersinkende Stück von den Tieren mit den Augen wahrgenommen wird. Sobald ein

Stück am Boden liegt, wird es entweder bei zufälliger Berührung mit den Beinen oder Antennen von dem Tier gefunden oder es wird nach Verlauf einiger Zeit mit Hilfe der Geruchsorgane entdeckt. Die Beweise für diese Annahmen werde ich weiter unten bei der Besprechung der betreffenden Sinnesorgane geben.

In Monaco fütterte ich die Garneelen meistens mit Fischfleisch, am liebsten verwandte ich ganze kleine Exemplare einiger Fischarten, die vielfach zu Köderzwecken gefangen werden (Fig. G). Die Garneelen fahren, wenn sie einen Nahrungsbrocken entdeckt haben, gerade darauf los, indem sie die Scheren weit nach vorn

Fig. F. Normale Haltung eines Leander xiphias beim Fressen. *Fl* Fleischstück. *D* Darm. *M* Magen. *L* Leber.

strecken und mit den Pleopoden heftige Bewegungen ausführen. Die Beute wird zuerst mit den großen Scheren gepackt, dann greift auch das keine Scherenpaar zu. Sind mehrere Garneelen im gleichen Aquarium, so hat in den meisten Fällen das Tier seine Beute zunächst gegen die anderen zu verteidigen. Während das Tier mit den Scheren das Fischfleisch festhält, führt es Fluchtbewegungen nach rückwärts aus. Starke Tiere vermögen bei diesen Sprüngen kleinere Exemplare, die sich am anderen Ende des Nahrungsbrockens festgeklammert haben, mit sich

zu reißen. Hat das Tier durch Flucht in einen anderen Teil des Aquariums sich seine Beute gesichert, dann setzt es sich an eine ruhige Stelle auf einen Stein, in einen Winkel oder auf die Wasserableitungsröhre und beginnt nun zu fressen. Es scheint für das Tier gleichgültig zu sein, welche Stellung es dabei einnimmt, ob es wagerecht sitzt, den Kopf nach oben oder unten hält: in vielen Fällen kann es sich seine Beute vor den anderen Aquariumsinsassen sogar nur dadurch sichern, daß es längere Zeit an der Oberfläche des Wassers sich schwimmend erhält.

Während des Kampfes um die Beute halten außer den Scherenpaaren auch noch die äußeren Kieferfüße die Beute fest. Wenn das Tier in Ruhe ist und zu fressen beginnt, dann kann man zunächst emsige reibende Arbeit der ersten Gnathopoden und der Siagnopoden wahrnehmen, vor allem wirkt dann wohl auch die Mandibel mit. Ist die Tätigkeit im Gange, dann lassen die Scheren und der zweite Gnathopod los (Fig. F). Der Mund des Tieres ist weit geöffnet, man sieht ihn nach vorn in einem schmalen Spalt auslaufen und erkennt den schwarz pigmentierten Mundrand. Im Innern sieht man den Schlund sich stark erweitern, den Magen sich sackartig nach oben und hinten vorwölben und sich füllen. Man hat vielfach direkt den Eindruck, als reiche der kleine Fisch an seinem einen Ende bis in den Magen hinein. Die Kieferfüße schieben und pressen ihn geradezu hinein.

Fig. G. Vorderteil eines Leander xiphias, welcher einen kleinen Fisch frißt.

Das weiße Fischfleisch ist zunächst im Magen noch weiß gefärbt, später treten aber Veränderungen in der Farbe auf, es färbt sich orange oder gelbrot, nicht selten kann man auch eine Schwarzfärbung des Mageninhaltes erkennen. Im Anfang, als ich noch ausschließlich mit den kleinen Fischchen fütterte, war ich geneigt, anzunehmen, daß die schwarze Farbe von dem Augenpigment und eventuell Peritonealpigment derselben herzuleiten wäre. Doch trat sie auch bei anderer Fütterung, z. B. mit ganz weißem Fisch- oder Muschelfleisch auf. Daher ist sie wohl auf irgendwelche Stoffwechselvorgänge zurückzuführen.

Nach 16—18 Stunden ist bei den Tieren, welche wenig gefressen haben, der ganze Inhalt des Magens, soweit er wenigstens von außen erkennbar ist, verschwunden. Tiere, welche sich sehr vollgefressen haben, brauchen oft über

2 Tage, um den Magen zu leeren. Hat der Magen einmal einen gewissen Grad der Füllung erreicht, so beginnen Bewegungswellen über seine Oberfläche hinzuziehen. Das Tier zerreibt offenbar mit den im Magen befindlichen Chitinleisten die Nahrung, welche mit den Mundgliedmaßen nur in größere Brocken zerlegt worden ist.

Wenn der Mageninhalt orangegelb, dunkelbraun oder schwarz geworden ist, dann beginnen unterhalb des Magens gelb bis dunkelorange gefärbte Organe aufzutauchen. Es sind die Leberschläuche, welche sich zu füllen anfangen. Um mir noch etwas klarer über die Vorgänge bei der Nahrungsaufnahme zu werden, fütterte ich die Tiere mit gefärbtem Fleisch. Sehr hungrige Tiere nahmen Fleisch an, welches mit Lackmus blau gefärbt war. Nach anderthalb Stunden zeigte sich leichte rötliche Verfärbung. Doch war diese nicht sehr deutlich.

Fig. H.

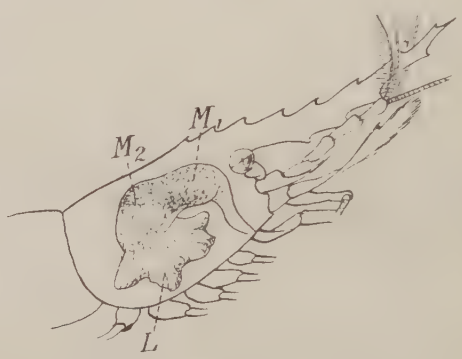



Fig. I.

Fig. H. Vorderteil eines Leander unmittelbar nach dem Fressen. *Oe* Oesophagus. $M_1$ und $M_2$ die beiden Abteilungen des Magens.

Fig. I. Vorderteil eines Leander längere Zeit nach dem Fressen. $M_1$ und $M_2$ die beiden Abteilungen des Magens. *L* Leber.

Mit Indigkarmin gefärbtes (vorher gekochtes) Fischfleisch wurde von den hungrigen Tieren ebenfalls angenommen. Es erwies sich das als ein ausgezeichnetes Mittel, um die Form des Oesophagus und des Magens festzustellen. Es ergibt sich aus den beistehenden Skizzen (Fig. H und I), daß der Oesophagus bis zum Mund gefärbt war, ferner daß der Magen in der Hauptsache aus zwei Teilen besteht, einem vorderen etwas engeren und einem hinteren sackförmig nach unten reichenden. Ist der Magen prall gefüllt, so kann man von außen eine Fortsetzung in den Darm nicht erkennen. Der letztere nimmt keine Färbung an. Bei einem Tier, welches frisch gefressen hat, sind die Leberschläuche farblos und fast ganz durchsichtig. Etwa drei Stunden nach dem Fressen ist der Oesophagus nicht mehr blau, sondern mehr gelblich gefärbt, der Magen ist deutlich abgegrenzt, sehr dunkelblau gefärbt. Ueber den Magen ziehen von vorn-oben nach

hinten-unten peristaltische Wellen, die Leberlappen unter dem Magen beginnen sich zu färben; sie sind zunächst noch blaßblau, werden aber allmählich dunkler gefärbt. Hinter dem Magen liegt ein Abschnitt des Darms, der angeschwollen und auffallend weißgelb gefärbt ist. Später tritt die im Magen befindliche Masse in den Darm über, im Darm ist aber keine Blaufärbung mehr erkennbar. Nach zwei Tagen ist der Magen noch blau gefärbt, er enthält aber scheinbar nur noch Flüssigkeit.

Schwankungen in der Blaufärbung der Gewebe glaubte ich bei meinen ersten Versuchen auf den Einfluß des Indigkarmins zurückführen zu müssen. Bei einigen der gefütterten Exemplare wurde die Blaufärbung an Antennen, Rostrum und Schwanzfläche sehr intensiv. Nach den Erfahrungen, welche ich im Frühjahr 1910 gewonneu habe, glaube ich jedoch, diese Blaufärbung auf das blaue Pigment zurückführen zu müssen, welches in gelöster Form in den Geweben in vermehrter Menge aufgetreten war. Die Ursachen dieser Vermehrung versuchte ich im Jahre 1909 noch nicht zu kontrollieren.

Die Faeces treten in Form von kleinen wurstförmigen Partikelchen aus dem Darm hervor, sie sind sehr locker und werden bei den Wasserbewegungen sehr schnell zerstört.

Einmal konnte ich bei einem Exemplar von Leander treillanus einen sehr merkwürdigen Vorgang beobachten: das Tier erbrach sich nämlich. Es war ein Tier, welchem zu bestimmten Experimenten die Geißel der 1. Antennen amputiert worden war. Am vierten Tag nach der Operation saß das Tier still am Boden des Aquariums. Es hatte einige Tage vorher gefressen und wie alle Individuen (etwa 48 Stunden nach der Nahrungsaufnahme) hatte es den Magen mit einer roten Masse erfüllt. Unter Kontraktionsbewegungen des Magens wurde diese Masse in wenigen Augenblicken vollständig ausgespien und von dem Tier mit den Gnathopoden und den Putzscheren emsig weggeputzt.

Die Masse ähnelte unter dem Mikroskope einem Gewölle, es waren allerhand Brocken und Fäden darunter. Letztere sahen vollkommen wie Crustaceenhaare aus, sie waren hohl und gefiedert. Das Exemplar war nicht in einer Häutungsperiode.

## 15. Benehmen der normalen Garneelen beim Auffinden der Nahrung.

Wirft man ein Stück Fischfleisch in ein Aquarium, in welchem sich mehrere Garneelen befinden, so wird dasselbe sehr oft schon während es zu Boden niedersinkt, von den Garneelen wahrgenommen und gefaßt. Das kann unter zwei Bedingungen geschehen. Im ersten Fall erfolgt die Wahrnehmung durch Berührung.

Das Stück Fleisch berührt im Niedersinken eine der langen Antennengeißeln oder ein Bein des Krebses. Ist das Tier hungrig, so fährt es sofort auf die berührte Stelle los und ergreift das Fleischstück. Ein anderer Fall ist etwas schwieriger in seinen Zusammenhängen aufzuklären. Das Stück Fleisch wird oft schon erfaßt, ehe es durch eine Berührung einen Reiz auf das Tier ausgeübt haben konnte. Während es fällt, werden die in der Nähe befindlichen Tiere unruhig, beginnen zu schwimmen und fahren direkt auf die Nahrung los. Dieses Benehmen ist am besten zu beobachten, wenn die Aquarien hellem Licht ausgesetzt sind und klares Wasser enthalten. In Dämmerung oder in Aquarien mit getrübtem Wasser erfolgt diese Reaktion nicht.

Man hat daher den Eindruck, als sei die von der Nahrung ausgehende Reizung durch das Auge vermittelt. An sich wäre es ja nicht ausgeschlossen, daß der im Wasser sich bewegende Nahrungsbrocken einen Reiz anderer Art, etwa einen mechanischen Reiz, auf das Tier ausübte. Da zudem frühere Untersucher angaben, daß bei den Garneelen das Auge zur Wahrnehmung der Nahrung eine sehr untergeordnete Rolle spiele, so war es nötig, genauere Experimente vorzunehmen.

Ebenso war es notwendig, die Reizbarkeit durch chemische Substanzen einer genaueren Prüfung zu unterziehen. Ist nämlich ein Stück Fleisch, ohne zunächst eine Reaktion bei den Tieren hervorzurufen, auf den Boden des Aquariums gesunken, so bleibt es oft längere Zeit liegen, ohne gefunden zu werden. Bewegen sich die Tiere aus irgendwelchen Gründen, dann kann es geschehen, daß eines oder das andere zufällig mit Antennen oder Beinen an das Stück stößt. Dann schießt es geradlinig darauf los und packt es. Bewegen sich die Tiere jedoch nicht, so vergehen in kleinen Aquarien mindestens 3—5 Minuten, ehe eine Reaktion eintritt. Dann erfolgen plötzlich Bewegungen mit sämtlichen Antennen, und auch ohne daß eine davon berührt hätte, stürzt sich das Tier auf das Fleisch los und ergreift es. Man hat also den Eindruck, daß der Reiz, welcher das Tier zu seinen Bewegungen veranlaßte, durch allmählich von dem Fleischstück aus diffundierende chemische Substanzen ausgelöst sei. Doch gibt die bloße Beobachtung keine Gewißheit und es bleibt die Frage offen, ob die chemische Reizbarkeit einem besonderen Organ zukommt, usw. Auch zeigen sich im Benehmen der Tiere einige Besonderheiten, welche eine eingehendere Untersuchung wünschenswert erscheinen lassen. Um eine solche durchzuführen, erweist es sich als zweckmäßig, einzelne Organe der Tiere zu amputieren, um die in dieser Weise verloren gegangenen Organe auf ihre Besonderheiten zu untersuchen.

## 16. Verhalten der operierten Tiere.

Es ist vorteilhaft, einige Besonderheiten im Benehmen der operierten Tiere zusammenfassend zu schildern, um später Wiederholungen zu vermeiden. Ich habe den Garneelen bei einer großen Zahl von Versuchen die verschiedensten Teile amputiert, Augen, Antennen, Schwanzflossen, Beine des Thorax und Abdomens, Rostrum usw. Im allgemeinen stellte sich dabei heraus, daß Leander xiphias die Operation viel besser übersteht als Leander treillanus. Bei weitem die Mehrzahl der Exemplare von ersterer Art blieb gut am Leben, während von der zweiten Art sehr viele starben, die einen gleich nach der Operation, die anderen in den ersten darauf folgenden Stunden oder Tagen. Doch es gelang mir auch, Exemplare von Leander treillanus nach der Operation dauernd am Leben zu erhalten und zu Experimenten zu verwenden.

Bringt man die operierten Individuen ins Aquarium zurück, so führen sie zunächst sehr lebhafte Bewegungen aus, sie schießen unter Rückstoßbewegungen im Wasser umher, setzen sich aber dann nach einiger Zeit ruhig am Boden nieder. Nicht in allen Fällen erfolgt die Reaktion auf die Operation in gleicher Weise. Die Verschiedenheiten müssen wohl auf der Art der Verletzungen, die das Tier bei der Operation erlitten hat, beruhen. Während die Mehrzahl der Exemplare von Leander xiphias sich rasch beruhigte, benahmen sich vor allem die im März 1910 operierten Exemplare von Leander treillanus sehr auffallend, sie schossen zuerst mehrmals hin und her, dann rollten sie um die Längsachse, ließen sich nicht auf den Boden nieder, sondern schwammen viel im freien Wasser. Zum Teil bohrten sie sich immer wieder mit dem Kopf in den Sand. Als nach einiger Zeit Beruhigung eintrat, zeigten sich sehr geänderte Bewegungen. Die Tiere fielen leicht um, lagen zeitweise auf der Seite und schwammen immer wieder. Alle Exemplare, welche sich so benahmen, starben innerhalb von spätestens 24 Stunden.

Ich habe schon früher erwähnt, daß alle Tiere, welche operiert worden waren, eine merkwürdige Trübung ihrer Muskeln und des Bluts erkennen ließen (p. 223). Uebrigens war das auch bei Exemplaren der Fall, welche man, ohne sie zu operieren, eine Zeitlang außerhalb des Wassers gehabt hatte. Erwähnt ist ferner auch schon die Farbenveränderung bei den Individuen, denen die Augen amputiert waren (p. 236).

Haben die Tiere nach der Operation sich beruhigt, so sieht man aus den Wunden Blut herausfließen, man erkennt dasselbe trotz seiner Durchsichtigkeit an den Schlieren, die es im Wasser bildet. Die Tiere fahren mit den Scheren und Putzscheren immer wieder an die Wunden hin. Ist die Wunde einigermaßen

günstig angebracht, so hört das Bluten sehr bald auf. Solche Tiere erholen sich stets.

Je nach der Art der Operation nehmen nun die Tiere im Aquarium ganz verschiedene Stellungen an, auch führen sie verschiedene Arten von Bewegungen aus. Die Einzelheiten darüber werden wir bei der Besprechung der einzelnen Organe erörtern müssen.

Ich habe stets darnach getrachtet, meine Beobachtungen nur an Tieren durchzuführen, welche sich von dem Schock der Operation wieder erholt hatten. Ich habe daher die Beobachtungen meist erst mehrere Tage nach der Operation begonnen. Es ist bekannt, daß die dekapoden Krebse verloren gegangene Teile sehr gut zu regenerieren vermögen. Erste Ansätze zur Regeneration waren daher in einzelnen Fällen bei den von mir lange beobachteten Individuen wohl schon vorhanden. Die vollkommene Regeneration der Organe, also z. B. der Augen oder Antennen, geht nur mit Hilfe von mehreren Häutungen vor sich und erfordert mehrere Monate. Ich kann daher damit rechnen, daß selbst bei den Individuen, mit denen ich 3—5 Wochen nach der Operation Versuche anstellte, keine nennenswerten Teile der amputierten Organe regeneriert waren. Ich habe mich überdies stets durch sorgfältige Untersuchung von dieser Tatsache überzeugt, für welche außerdem der Ausfall der Experimente sprach.

Damit Tiere nach der Operation so lange leben, muß man sie sorgfältig füttern. Wir werden unten sehen, daß ein großer Teil der Experimente in der Fütterung der Versuchstiere gipfelte. Nicht immer gelingt es aber ohne weiteres, die operierten Tiere zu füttern. Nach manchen Operationen sind sie sehr schwer zur Annahme von Nahrung zu bringen. Man muß dann zu allerlei Kunstgriffen greifen, wie sie jeder Tierpfleger sich angewöhnt. So lassen sich die Tiere z. B. in manchen Fällen wieder ans Fressen gewöhnen, indem man ihnen in den ersten Tagen das Futter geradezu in den Mund stopft. Doch sind manche Tiere nicht zu retten. Die Operation kann sie oft so krank machen, daß sie nicht mehr fressen, obwohl sie viele Tage noch leben. Eine Abneigung gegen Nahrungsaufnahme zeigt sich ja auch bei allen Individuen um die Zeit der Häutung. Hat man nun zufällig solche zur Operation verwendet, so zeigen sie eine auffallende Reaktionslosigkeit, welche man leicht versucht sein könnte, auf das Konto der Operation zu schieben. Solche operierte Tiere gehen auch sehr leicht während der Häutung ein. Ich habe fast stets die Verwendung solcher Tiere zu den Experimenten vermieden. Meine Versuchstiere hatten stets die Operation gut überstanden und hatten wieder zu fressen begonnen.

## 17. Photorezeption bei den Leanderarten.

Die Lichtreize werden bei den dekapoden Krebsen durch die Facettenaugen vermittelt, und wir wissen nichts von einer Reizbarkeit anderer Körperteile durch das Licht. Ich habe schon oben erwähnt, daß Exemplare von Leander xiphias und treillanus, welche man in ein gewöhnliches Aquarium gebracht hat, keine Reaktion auf die Richtung des Lichteinfalls erkennen lassen. Alle Versuche, die ich im Anfang in den großen Aquarien anstellte, um mir Einblick in die Lichtreaktionen zu verschaffen, waren vergeblich. Ich machte Versuche im Dunkelzimmer, indem ich bald von der einen, bald von der anderen Seite, bald von oben, bald durch den durchsichtigen Boden des Aquariums elektrisches Licht einfallen ließ. In keinem Fall zeigte sich eine deutliche Reaktion. Erst als ich einmal Exemplare von Leander, um sie abzubilden, in ein ganz schmales Gefäß brachte, zeigten sich Reaktionen, die mir den Anlaß zu weiteren Experimenten gaben.

Fig. K. Orientierung von Leander xiphias zum Licht. Das Licht fällt in der Richtung des Pfeils ein. Das Tier hält den Kopf von der Lichtquelle abgewandt, dagegen die Augenstiele so weit zurückgeklappt, daß die Augen dem Licht zugekehrt sind.

Wurden die Tiere nämlich in dem engen Gefäß so aufgestellt, daß ihr Kopf nach der dunklen Seite des Zimmers gerichtet war, so mühten sie sich so lange ab, bis es ihnen gelang, sich nach der Lichtseite umzudrehen. Ich brachte sie darauf in ein langes schmales Aquarium, welches ich ganz mit schwarzem Papier eingeschlossen hatte, so daß nur durch zwei kleine Klappen an den entgegengesetzten Schmalseiten Licht einfallen konnte. Es zeigte sich nun, daß die Tiere, wenn man sie mit dem Kopf gegen die dunkle Seite des Aquariums aufgestellt hatte, bei Lichteinfall von hinten ihre Stielaugen so weit wie möglich nach hinten bogen, so daß eine möglichst große Oberfläche derselben dem Lichte zugewandt war (Fig. K). So konnten sie oft stundenlang sitzen bleiben. Es scheint aber, daß sie nur dann mit Hilfe der Augeneinstellung zu einer Ruhelage gelangen, wenn ganz bestimmte Voraussetzungen gegeben sind. Können sie ihre Augen nicht

parallel dem Lichteinfall stellen, oder nimmt die Intensität des Lichtes ab, so drehen sie sich vollkommen um und nähern sich der Stelle des Lichteinfalls. In der Mehrzahl der Fälle drehen sie sich übrigens sogleich, wenn das einfallende Licht sie trifft, nach dessen Einfallsstelle um. Man kann sie beliebig sich hin und her drehen lassen, indem man das Licht bald von der einen, bald von der anderen Seite einfallen läßt. Wir sehen also, daß bei geeigneter Versuchsanordnung auch diese hochentwickelten Tiere einen ausgesprochenen Phototropismus zeigen.

Es frägt sich nun, warum die gleichen Individuen in den großen Aquarien keine zum Licht gerichtete Stellung erkennen lassen. Wir können diese Erscheinung wohl mit Sicherheit auf das von den Wänden des Aquariums reflektierte Licht zurückführen. Aus den Untersuchungen von PARKER u. a. hat sich ergeben, daß die Tiere mit Facettenaugen sich immer so orientieren, daß die Größe und die Verteilung von hellen und dunklen Flächen in ihrer Umgebung ihre Stellung beeinflussen. Speziell bei Experimenten, welche mit Schmetterlingen angestellt wurden, zeigte sich, daß weniger die Intensität des Lichtes als die Größe der beleuchteten Flächen für die Einstellung der Tiere den Ausschlag gibt. Offenbar handelt es sich bei Leander um dieselbe Erscheinung. In den großen Aquarien orientiert er sich jeweils nach der ihm nächsten Wand, da ja alle Wände des Aquariums ungefähr gleich große reflektierende Flächen darstellen. Untersuchte ich die Tiere in den kleinen schmalen Aquarien, so verhielten sich die Exemplare verschieden je nach der Form der angewandten Gefäße. In Gefäßen mit abgerundeten Schmalseiten stellten sie sich stets nach der Seite des Lichteinfalls, in Gefäßen mit parallelen Seiten, deren Rückseite also das Licht voll reflektieren konnte, stellten sie sich fast ebenso oft zum Lichte ein als gegen das Licht. Weitere Untersuchungen über diese Erscheinung sind im Gang.

Bei meinen Versuchen hat sich keine deutliche Reizbarkeit gegenüber Beleuchtung und Beschattung erkennen lassen. Vor allen Dingen zeigten die Tiere weder eine ausgesprochene Tendenz zum Aufsuchen des Schattens, noch eine solche zum Licht. Bei plötzlicher greller Belichtung erfolgt keine Reaktion. Bei plötzlicher Beschattung tritt eine solche jedoch ein; sie ist allerdings sehr schwach und besteht nur in der Annahme der Bereitschaftsstellung.

Sehr deutliche Reaktionen erfolgen jedoch auf sich bewegende beleuchtete Gegenstände. Man kann dies schon konstatieren, wenn man ans Aquarium herantritt, oder mit der Hand, einem Tuch, einem Stück Papier eine Bewegung in der Nähe des Aquariums ausführt. Dann gehen alle Tiere in die Bereitschaftsstellung über, alle Antennen werden erhoben. Es ist ein sehr eigenartiger Anblick, der sich einem darbietet, wenn man sich einem Aquarium nähert, in dessen einer Ecke sich zahlreiche Garneelen zusammengedrängt haben. Dann erheben sich mit einem Schlag die Antennen aller dieser Tiere und strecken sich wie ein

Aehrenfeld dem nahenden Objekt entgegen. Sind die Bewegungen, welche man ausführt, intensiver, oder nähert man sich den Tieren noch stärker, so erfolgt sogar der Aufbäumereflex. Es ist wohl kein Zweifel, daß die Reaktion durch die Augen vermittelt wird, denn sie erfolgt auch auf Reizung durch das Glas des Aquariums hindurch. Es läßt sich sogar deutlich erkennen, daß die Tiere kleinen Gegenständen, welche man in der Nähe des Aquariums bewegt, mit ihren eigenen Bewegungen folgen. Die Uebereinstimmung in der Bewegung ist nicht so eklatant wie in dem gleich nachher zu beschreibenden Fall bei Galathea, aber sie ist immerhin sehr deutlich. Kleine viereckige Papierstückchen werden von den Leanderarten sehr gut wahrgenommen, auch wenn man sie außerhalb des Aquariums an den Tieren vorbeibewegt. Verwendet man zu den Versuchen kleine weiße Kartonblättchen, so erfolgt Reaktion, wenn man Blättchen von 2 qcm Größe in einer Entfernung von etwa 30 cm an den Tieren vorbeibewegt. Ist das Blättchen nur 1 qcm groß, so erfolgt die Reaktion erst bei einer Distanz von nur 15 cm.

Diese Tatsachen bestärken mich in der Auffassung, daß die Leanderarten entgegen früheren Angaben ihre Nahrung auch mit den Augen wahrnehmen. Es geht letzteres ferner aus meinen Fütterungsversuchen hervor. Ich habe schon oben geschildert, wie die Garneelen, besonders wenn sie hungrig sich, sich einem in das Aquarium geworfenen Stück Fleisch gegenüber verhalten. Sie schwimmen darauf los und fassen es, noch ehe es den Boden erreicht hat. Ist das Stück hinter einem Tier oder in größerer Entfernung vor ihm niedergefallen, so wird es in der Regel nicht genommen, ehe es durch einen anderen Reiz auf das Tier gewirkt hat. Eine Ausnahme davon machten Fälle, in denen die Fleischstücke ganz hell von der Sonne beschienen waren. In einem solchen Fall lockten sie die Tiere auch aus etwas größerer Entfernung heran.

Aus meinen Versuchen geht hervor, daß sich bewegende Gegenstände von den Tieren sicher mit den Augen wahrgenommen werden, daß ruhende hell beleuchtete Gegenstände wahrscheinlich wahrgenommen werden.

Daß jene erste Reaktion auf das einfallende Stück Nahrung tatsächlich auf die Augen zurückzuführen ist, dafür sind die Versuche mit augenlosen Exemplaren ein guter Beleg. Tiere, denen die Augen amputiert waren, benahmen sich vielfach sehr eigenartig, sie zeigten natürlich keinerlei Einstellung zum Licht, manche Individuen zeigten zunächst eine sehr erhöhte Beweglichkeit, sie hatten nicht mehr die ausgesprochene Tendenz, sich in den Ecken des Aquariums aufzuhalten, vielmehr schwammen sie in auffallender Weise immerfort mit weit ausgestreckten Antennen an der Oberfläche. Manchmal kam es vor, daß sie dabei den Bauch nach oben drehten. Sie schwammen sehr viel anhaltender als es je bei normalen Exemplaren vorkommt. Oft blieben sie fast eine Stunde lang schwebend, dabei

war die Zahl der Pleopodenschläge gegenüber der Normalzahl nicht vermehrt. Es erfolgten ca. 60 Schläge in 33 Sekunden. Die Tiere waren geradezu aus Nektontieren zu Planktontieren geworden, sie schwammen offenbar bis zur vollkommenen Ermüdung und ließen sich dann auf den Boden nieder. Solche Individuen waren außerordentlich reizbar gegen Erschütterung. Während normale Individuen auf Erschütterungen kaum reagieren, erfolgte bei diesen operierten Individuen auf einen Stoß gegen den Tisch deutliche Fluchtreaktion und das umherschwimmende Tier führte auf einen solchen Stoß hin Rückwärtssprünge aus, und zwar gleich mehrere hintereinander.

Andere Individuen waren nach der Blendung auffallend ruhig, sie saßen fast immer an einer Stelle am Boden, gingen und schwammen kaum und waren oft stundenlang und tagelang an derselben Stelle zu finden. Dabei haben sie gewöhnlich das Abdomen etwas eingeschlagen und die Gliedmaßen in krampfhafter Stellung. Solche Individuen fressen viel schlechter als die Formen, die beweglicher bleiben, aber auch sie kann man wochenlang am Leben erhalten.

Auf alle die vorher angeführten Reize reagieren geblendete Individuen nicht mehr, es erfolgen keine Bewegungen mehr auf Schattenreize. Große helle Objekte, welche in ihrer Nähe hin und her bewegt werden, üben gar keinen Einfluß aus. Nahrung, welche man ins Aquarium wirft, und welche dicht vor ihnen niederfällt, sie fast berührend, wird zunächst nicht bemerkt. Alle diese Erfahrungen weisen darauf hin, daß die Augen im Leben dieser Tiere eine nicht unwesentliche Rolle spielen.

Es sei schließlich hier noch einer eigenartigen Beobachtung gedacht, welche ich an Tieren machen konnte, welche frisch in hellbeleuchtete mittelgroße Zimmeraquarien gebracht worden waren. Diese Tiere schwammen an den Wänden des Aquariums immerfort ruhelos hin und her wie Raubtiere im Käfig. Man konnte sich dem Eindruck nicht entziehen, daß es ihr eigenes Spiegelbild war, das als Reiz auf sie wirkte. In welcher Weise dies möglich ist, muß erst genauer untersucht werden.

## 18. Vergleichende Untersuchungen über die Photorezeption bei einigen Dekapoden aus verschiedenen Meerestiefen.

Den Ausgangspunkt zu meinen ganzen Untersuchungen über die Biologie der behandelten Formen hatte Versuche mit Tiefseetieren gebildet. Einige der gewonnenen Resultate, welche ihre richtige Beleuchtung erst durch die Berücksichtigung der an den Leanderarten ermittelten Tatsachen erhalten, sollen hier in Kürze berichtet werden.

Im Frühling 1909 gelang es uns auf der Höhe von Mentone aus einer Tiefe

von 500 m eine Form mit rudimentären Augen zu dredgen. Es war dies Calliaxis adriatica HELL., welche dort in dickem, klebrigem, schleimigem Schlamm lebte. Es gelang mir, dieses Tier 5 Tage lang am Leben zu erhalten und während dieser Zeit eine größere Anzahl von Experimenten mit ihm durchzuführen.

Das Tier hat vollkommen rudimentäre Augen, es ist keine Spur von Facettierung an den Stummeln, welche leicht rötlich gefärbt sind, erkennbar. Offenbar gehört das Tier zu denjenigen Formen, welche trotz der relativ geringen Tiefe ihres Vorkommens infolge ihrer wühlenden Lebensweise die Augen verloren haben. In dem Glasgefäß, in welchem ich es untergebracht hatte, führte es unablässig Wanderbewegungen am Boden aus, dabei ging es vorwärts und rückwärts, meist aber vorwärts. Es war am ganzen Körper mit langen Tasthaaren bedeckt und erwies sich als sehr empfindlich gegen Wasserbewegungen. Bewegte man irgendeinen Gegenstand in seiner Nähe ganz leise im Wasser, so erfolgte Flucht durch Rückstoß, das gleiche geschah, wenn man das Tier mit einem Glasstab leise berührte.

Bewegung von irgendwelchen Gegenständen in der Nähe des Tieres führte, wenn keine Wasserbewegung eintrat, zu keiner Reaktion, eingeworfene Nahrung wurde erst nach längerer Zeit, offenbar mit Hilfe der Geruchsorgane, wahrgenommen. Das Tier wanderte weder zum Licht noch vom Lichte fort, und zwar zeigte sich das sowohl im Tageslicht, als auch bei den verschiedenen Lichtarten, welche ich in der Dunkelkammer auf das Tier einwirken ließ. Weder bei Belichtung noch bei Beschattung führt das Tier Fluchtreaktionen aus.

Nur eine einzige Erscheinung zeigte, daß Calliaxis überhaupt noch auf Licht reagiert. Wenn ich es bei seinen ruhelosen Wanderungen plötzlich grell belichtete, dann hörte es manchmal mit der Bewegung auf, um bei Verdunklung seine Wanderung im früheren Tempo fortzusetzen. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß die morphologische Rudimentierung des Auges einen entsprechenden Rückgang der Funktionen dieses Organes zur Folge hat, wie das nicht anders zu erwarten war.

In Japan hatte ich Gelegenheit, Exemplare jener interessanten Cyclodorippe uncifera ORTM. lebend zu untersuchen, über deren Augen ich früher eingehende Mitteilungen gemacht habe (DOFLEIN 1905 und 1906). Dieses Tier, dessen Augen sich in einem mittleren Zustand der Rückbildung befinden, zeigte immerhin noch deutliche Reaktionen auf Belichtung. Es verbarg sich in den dunklen Schlupfwinkeln, welche ihm die gleichzeitig erbeuteten Tierstöcke darboten. Die Augenstiele sind bei diesem Tier noch beweglich; man erkennt im Innern des Auges rotes Pigment. Die Augenstiele reagieren nun auf Belichtung durch zuckende Bewegung, doch erfolgt keine Reaktion auf irgendwelche Gegenstände, die sich in der Nähe des Tieres bewegen.

Während wir also auch in diesem Falle eine den morphologischen Verhältnissen entsprechende Herabsetzung der Funktion feststellen können, soll das nachfolgende Beispiel dazu dienen zu zeigen, daß in einem morphologisch hochentwickelten Auge sich Funktionen vollziehen müssen, die weit über das hinausgehen, was wir bisher kennen gelernt haben. Die in geringen Tiefen wohnenden Arten der Gattung Galathea besitzen große facettenreiche Augen. Die Oberfläche der Cornea des Gesamtauges ist bei ihnen sehr beträchtlich, die Einzelfacetten sind sehr klein und in sehr großer Anzahl vorhanden und damit sind nach EXNER die Voraussetzungen für das Zustandekommen eines scharfen Bildes in diesen Augen gegeben. Tatsächlich reagieren die Galatheen auf Gesichtseindrücke in außerordentlich feiner Weise. Sie benehmen sich im Aquarium ganz anders wie die meisten bisher behandelten Crustaceen, sie sind sehr schreckhaft und schwimmen bei irgendwelchen Veränderungen in ihrer Umgebung aufgeregt plötzlich hin und her. Wenn sie eine Höhlung oder eine Spalte in den Felsen des Aquariums entdecken können, so suchen sie sie mit Vorliebe als Schlupfwinkel auf und reagieren, während sie scheinbar vollkommen ruhig und unbeeinflußt dasitzen, auf alle Veränderungen in ihrer Umgebung. Daß bewegte Gegenstände von ihnen wahrgenommen worden sind, erkennt man auf das deutlichste an den Bewegungen, die sie selbst mit ihren beiden Antennenpaaren ausführen.

Bewegt sich irgendetwas in der Nähe des Tieres, so erfolgen zuckende Bewegungen mit den inneren und äußeren Antennen. Bewegt sich der betreffende Gegenstand sehr heftig, so schließen sich daran Schreckbewegungen an; diese bestehen in einem Vor- oder Rückwärtsschieben des Körpers, Aufrichtung des Kopfendes und weitem Oeffnen der Scheren. Bei fortgesetzter Reizung erfolgt dann Flucht durch Rückstoßschwimmen. All diese Vorgänge unterscheiden sich nicht wesentlich von dem, was man bei anderen Krebsen beobachten kann. Die Galatheen haben aber eine Eigentümlichkeit, welche sehr auffallend ist. Sie folgen nämlich allen bewegten Gegenständen mit der auf der entsprechenden Seite befindlichen äußeren Antenne. Die lange Antennengeißel bewegt sich wie ein Stab entsprechend der Bewegung des betreffenden Gegenstandes, bleibt derselbe stehen, so bleibt auch die Antenne stehen, indem sie ganz genau auf ihn deutet. So verfolgt eine Galathee eine vorüberschwimmende Garneele oder einen Fisch mit ihren langen Antennenfäden und ebenso reagiert sie z. B. jedesmal, wenn ein Mensch an das Aquarium herantritt.

Man könnte ja zunächst vermuten, daß irgendwelche von den Augen unabhängige Funktionen, etwa Tastempfindungen, für die merkwürdige Erscheinung verantwortlich wären. Daß dies nicht der Fall ist, wird dadurch bewiesen, daß auch alle außerhalb des Wassers sich vorbeibewegenden Objekte die gleiche Reaktion zur Folge haben. Bewegte sich z. B. meine Hand außerhalb des Aquariums auf

und ab, so erfolgte die Wahrnehmung durch die Scheiben des Aquariums hindurch. Ebenso erfolgte prompte Reaktion auf Bewegung eines Handtuchs oder Papierblatts; jedesmal antwortete das Tier, indem es mit den äußeren Antennen genau in der Richtung des betreffenden Gegenstandes deutete und gleichzeitig lebhaft zuckende Bewegungen mit den inneren Antennen ausführte.

Wir haben hier also ein ganz ungewöhnlich günstiges Versuchsobjekt vor uns, an dem wir uns Sicherheit über die Funktionen der Sehorgane verschaffen können. Meine Versuche, die darauf abzielten, die Leistungsfähigkeit des Gala-

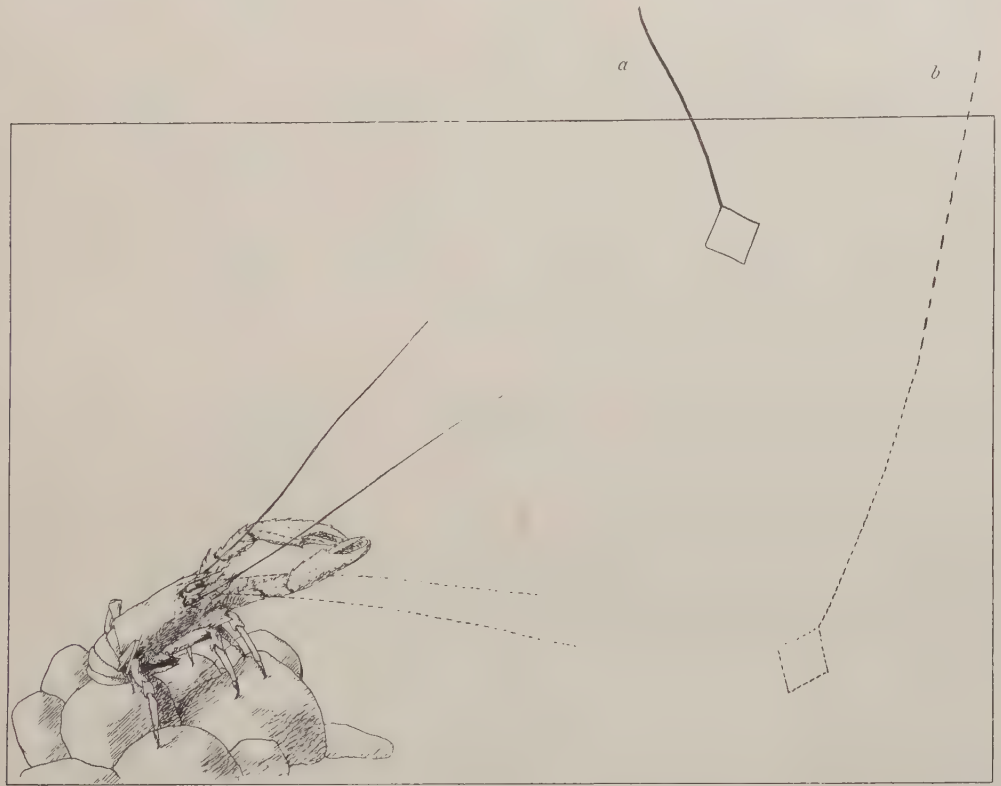



Fig. L. Signalreaktion einer Galathea squamosa auf optische Reize. Das Blättchen am Draht *a* wird in die Stellung *b* gebracht, die Antennen folgen in der Richtung, indem sie von der durch die vollen Linien angegebenen Stellung in die durch die punktierten Linien angedeutete übergehen.

theidenauges mit möglichster Sicherheit festzustellen, sind über die ersten Anfänge noch nicht hinausgediehen; immerhin verlohnt es sich, einige Angaben zu machen. Selbst sehr große Gegenstände lösen in einem Abstand, der über $1^1/_2$ m hinausgeht, keine Reaktionen mehr aus. Um mir nun genauere Daten über die Entfernungen, in denen Objekte von bestimmter Größe noch eine Reaktion auslösen, zu verschaffen, machte ich von folgender Versuchsanordnung Gebrauch. Ich befestigte an starren Drähten quadratische Kartonblättchen von bestimmter Größe,

diese bewegte ich innerhalb und außerhalb des Wassers an den Tieren vorbei und konnte folgendes feststellen: Blättchen von 2 qcm Größe hatten eine Reaktion noch auf eine Entfernung von ca. 40 cm zur Folge. War das Blättchen nur 1 qcm groß, so signalisierte das Tier seine Wahrnehmung nur bei einer Entfernung von ca. 25 cm. Verringerte man die Größe des Blättchens auf $^1/_2$ qcm, so erfolgte Wahrnehmung erst in einer Entfernung von ca. 10 cm.

Die Reaktion erfolgt so prompt, daß die Antennengeißel schon auf das Blättchen deutet, während es sich an die Galathee heranbewegt. Die Antenne folgt bei der Bewegung dem Blättchen, doch wird weiterhin auch auf den in Ruhe befindlichen Gegenstand gedeutet.

Diese Versuche zeigen, wie günstig die Galatheen für die Untersuchung der Leistungsfähigkeit der Facettenaugen sind. Ich habe noch eine Anzahl von Versuchen unternommen, welche aber erst später, wenn sie in größerem Umfange fortgesetzt worden sind, mitgeteilt werden sollen. So ergibt sich ein Unterschied in den Reaktionen je nach der Farbe der Kartonblättchen.

Außer den Galatheen zeigen auch andere Crustaceen solche Signalreaktionen, vor allen Dingen habe ich sie bei Paguriden beobachtet, aber keine Form hat sich als so günstig erwiesen wie die Galatheiden.

## 19. Versuche zur Analyse der Chemorezeption.

Es wird in der neueren Zeit im allgemeinen angenommen, daß bei Wassertieren nur eine Form der Chemorezeption vorkommt, welche man mit dem Geschmackssinn der Lufttiere vergleicht. Man geht dabei von der Annahme aus, daß die Reizwirkung durch chemische Verbindungen im Wasser stets durch gelöste Stoffe vermittelt wird, und da der Geschmackssinn auf den gleichen Reizwirkungen beruht, so nimmt man an, daß die im Wasser lebenden Tiere nur in einer dem Geschmackssinn ähnlichen Weise chemisch reizbar sind. Ich bin von den theorethischen Grundlagen dieser Annahme nicht überzeugt. Wir wissen ja sehr wenig über den Geruchsvorgang bei den Luftbewohnern, es wird aber wohl berechtigt sein, anzunehmen, daß für den Geruchssinn die Wahrnehmung von Substanzen spezifisch sei, die sich in gasförmigem Zustand befinden oder die sich nach Art von Emanationen im Raum verbreiten können. Auch solche Substanzen setzen aber zu ihrer Wahrnehmung eine feuchte Oberfläche des Geruchsorganes voraus, dies gilt wenigstens für diejenigen Organismen, bei denen der Geruchssinn genauer untersucht ist. Es darf also wohl angenommen werden, daß die wahrgenommenen Stoffe in Lösung übergeführt werden, ehe sie den Reiz auf die Nervenendigungen ausüben. Es würde also in dieser Beziehung die Verschiedenheit zwischen Luft und Wasser bewohnenden Organismen keine prinzipielle sein. Da nun trotz dieser

Uebereinstimmung bei Luft und Wasser bewohnenden Organismen getrennte Chemorezeptionsorgane für Geschmack und Geruch vorhanden sind, so z. B. bei den Wirbeltieren, so liegt es nahe, allgemein an eine Verschiedenheit der chemorezeptorischen Funktionen zu denken. Es wäre durchaus nicht unmöglich, daß ein besonderes Organ existiert, für Fernwahrnehmungen, oder besser gesagt, für Wahrnehmungen sehr fein verteilter Substanz, die von entfernten Gegenständen ausgeht. Demgegenüber würde das Geschmacksorgan die Rolle haben, in unmittelbarer Nähe befindliche, vom Tier direkt berührte Substanzen nach ihren chemischen Qualitäten zu unterscheiden.

Die beiden Typen chemorezeptorischer Sinnesorgane würden sich nach dieser Annahme hauptsächlich durch ihre verschiedene Empfindlichkeit gegenüber den Verteilungsverhältnissen der reizenden Substanzen unterscheiden. Abgesehen von der außerdem sicherlich auch noch vorhandenen verschiedenen Empfindlichkeit für die Qualitäten der reizenden Substanzen, wäre es vor allem deren jeweils vorhandene Quantitäten in der Raumeinheit, welche die beiden Typen von Organen verschieden reizten. Es ist nun sicherlich möglich, daß zwei in dieser Beziehung sich unterscheidende Typen von chemorezeptorischen Organen sowohl bei Land- als auch bei Wassertieren vorkommen.

Um mir über diese Fragen einigen Aufschluß zu verschaffen, wurden die im folgenden zu schildernden Versuche unternommen. Im allgemeinen nimmt man an, daß die dekapoden Krebse ihr hauptsächliches Chemorezeptionsorgan an der inneren Antenne besitzen. Speziell bei vielen Garneelen erkennt man an dem kurzen Geißelfaden der inneren Antenne (vgl. Fig. A $f_2$ c) feine hohle Härchen, welche mit Sinneszellen in Verbindung stehen; man hat allen Grund anzunehmen, daß diese Geruchshaare der Chemorezeption dienen. Darauf weisen vor allen Dingen die Versuche von NAGEL und BETHE hin. Außerdem glaubt man aber auch das Vorhandensein von Chemorezeptionsorganen an den Mundwerkzeugen annehmen zu müssen. Für letztere Annahme fehlt die morphologische Grundlage. Es sind solche Organe bisher bei keiner Form gefunden worden.

Ich ging bei meinen Versuchen von den Wahrnehmungen aus, die ich an den normalen Tieren gemacht hatte, wenn sie ihre Nahrung aufsuchten. Ich habe diese Beobachtungen oben beschrieben (p. 264); es ging aus ihnen hervor, daß die Tiere imstande sind, Nahrung aufzufinden, auch wenn sie dieselbe, während sie ins Aquarium geworfen wurde, nicht mit den Augen wahrgenommen hatten. Das Auffinden der Fleischstücke erfolgte dann immer erst nach längerer Zeit und zwar wurden die Tiere, nachdem das Fleisch 3—5, oft aber auch 10 Minuten bis eine Viertelstunde im Wasser gelegen hatte, unruhig; es erfolgten zuckende Bewegungen an den Geißeln $f_2$ b und $f_2$ c, also mit dem Geruchsorgan und dem mit diesem verwachsenen längeren Geißelfaden der inneren Antenne. Dann fing das

Tier an, sich in Bewegung zu setzen, und zwar nicht immer in der Richtung auf das Fleischstück los. Es erfolgten mehr tastende probierende Bewegungen. Näherte sich das Tier dabei dem Fleischstück, so schlug es etwas bestimmter die Richtung auf dasselbe ein, schwamm aber auch jetzt noch eventuell an ihm vorbei, um schließlich aus kurzer Entfernung in gerader Linie auf das Stück loszustürzen. Wenn man Fischfleisch in kleinen Stücken in das Aquarium geworfen hat, so werden infolge dieser Vorgänge von den Garneelen sämtliche Stücke nach kurzer Zeit gefunden.

Ich habe nun die Versuche mit den normalen Tieren noch in folgender Weise abgeändert: ich hing in ein großes Aquarium ein kleines Stück Fischfleisch an einem Faden in der Weise auf, daß es in der Mitte des Raumes dicht unter der Oberfläche im Wasser schwebte. Die auf dem Boden liegenden Fleischstücke können von den Garneelen bei ihren gelegentlichen Bewegungen immer einmal berührt werden. Wenn also auch die ganze Art der Reaktion für Chemorezeption sprach, so waren doch andere Faktoren nicht ganz auszuschließen. Wie ich aber schon oben erwähnt habe, schwimmen die Garneelen aus der Gattung Leander sehr selten frei im Wasser; sie halten sich hauptsächlich am Boden und in den Kantenregionen des Aquariums auf. Daher werden sogar am Boden liegende, aber in der Mitte des Aquariums befindliche Fleischstücke viel später gefunden als solche, welche in der Nähe der Kanten liegen. Wenn die Tiere umherschwimmen, halten sie sich auch meist in der Nähe der Aquarienwände und kreuzen, besonders in den großen Aquarien, selten das freie Wasser; daher ist es sehr unwahrscheinlich, daß sie die in der Mitte des Aquariums aufgehängten Fleischstücke durch gelegentliche Berührungen finden. Hat man nun ein solches Fleischstück aufgehängt, ohne daß die im Aquarium befindlichen Tiere mit den Augen dies wahrgenommen haben, so bleiben die Tiere zunächst vollkommen ruhig. Nach etwas mehr als einer Viertelstunde beginnen sie die ersten Reaktionen zu zeigen, indem sie mit den Geruchsantennen peitschenartig schlagende Bewegungen ausführen.

Bei jedem ruhig im Aquarium sitzenden Leander kann man wahrnehmen, daß er von Zeit zu Zeit zuckende Bewegungen mit der Geruchsantenne ausführt. Man hat den Eindruck, als seien dies spontane Bewegungen und man ist versucht, in diesen Bewegungen eine zweckmäßige Einrichtung zu erblicken. Indem die Tiere das Geruchsorgan in dieser Weise bewegen, werden sie in den Stand gesetzt, verschiedene Wasserschichten auf ihre chemischen Qualitäten zu prüfen. Es würden die Bewegungen zur Folge haben, daß die Tiere von Zeit zu Zeit das ihre Geruchsorgane umgebende Wasser wechseln und dadurch über einen etwa in ihrer Umgebung sich vollziehenden Wechsel in der chemischen Beschaffenheit des Wassers unterrichtet werden. Je nach der Stärke des Reizes können sie dann

eventuell sogar einen Anhaltspunkt für die Richtung, aus welcher der betreffende Stoff in das Wasser diffundiert, erhalten. Wahrscheinlich sind die Zuckbewegungen der Antennen auch tatsächlich in einem ähnlichen Sinn für das Tier nützlich, es frägt sich aber, ob solche Zuckbewegungen von Zeit zu Zeit spontan erfolgen. Meine Beobachtungen weisen mich darauf hin, daß die Zuckbewegungen nicht spontan sind, sondern selbst schon eine Antwort auf irgendeinen Reiz darstellen. In ruhigem Wasser bei möglichst gleichmäßiger Umgebung halten die Tiere ihre Geruchsantennen oft sehr lange Zeit vollkommen ruhig. In Aquarien dagegen, in denen sehr stark durchlüftet wird, oder in denen stark Wasser einströmt, erfolgen unablässig Zuckbewegungen. Bewegt sich das Tier von der Stelle, so zuckt es häufig mit den Antennen, bei Aenderung der Belichtung oder Beschattung, kurz bei allen möglichen Reizen erfolgt derselbe Vorgang. Wir müssen also annehmen, daß die Zuckbewegungen ein automatischer Vorgang sind, welcher durch Reize der verschiedensten Art, also optische, mechanische, chemische Reize ausgelöst werden kann.

Bei den Leandern, welche nach 15 Minuten oder einer halben Stunde durch solche Zuckbewegungen auf das ins Aquarium gehängte Fleischstück reagieren, kann man wohl mit Sicherheit annehmen, daß es sich um einen chemischen Reiz handelt, welcher sie erregt. Sie setzen sich bald in Bewegung, laufen zuerst am Boden umher, fangen dann an zu schwimmen und schließlich schwimmen sie auf das Fleischstück los. Es dauert aber sehr lange, bis sie es finden. So wurde ein Stück Fischfleisch, welches am 19. April 1909 um 12 Uhr aufgehängt war, erst um 2 Uhr 30 Minuten von einem Exemplar gefunden.

Diese Versuche werden ergänzt durch solche, die an Tieren angestellt wurden, welche der Antennenfäden oder der Augen beraubt worden waren. Eine Anzahl Exemplare war des Fadens der äußeren Antenne beraubt worden. Ihre Geruchsantenne hatten sie behalten. Nachdem sie 3 Tage gehungert hatten, brachte ich Stücke Fischfleisch in ihr Aquarium, indem ich so vorsichtig vorging, daß sie die Bewegungen mit den Augen nicht wahrnahmen. Jedenfalls reagierten sie in keiner Weise. Schon nach 2—3 Minuten wurden sie alle drei unruhig. Das dem Fischfleisch zunächst sitzende bewegte sich in gerader Linie auf das Stück los, stürzte aus einiger Entfernung darauf und faßte es. Kurz darauf verhielten sich die andern beiden Exemplare genau so. Charakteristisch war die kurze Zeit, die geradlinige Bewegung und die Wahrnehmung aus der Entfernung. Die Tiere verhielten sich also genau so, wie normale Exemplare.

In einem anderen Aquarium befanden sich Exemplare, denen die Fäden der inneren Antenne sämtlich weggeschnitten waren. Nachdem sie ebenfalls 3 Tage gehungert hatten, wurde unter den gleichen Vorsichtsmaßregeln auch in ihr Aquarium Fischfleisch gebracht. Nach ca. einer Viertelstunde begannen sie sich

zu bewegen, aber in ganz unregelmäßiger Weise. Zum Teil gingen sie direkt von den Fleischstücken weg. Es hatte den Anschein, als habe irgendein anderer Reiz die Bewegung der Tiere verursacht. Denn zuerst begann nur ein Exemplar sich langsam zu bewegen, dann das andere und schließlich das dritte. Man hatte den Eindruck, als sei die Bewegung des ersten Exemplars der direkte Anlaß zur Bewegung der anderen.

No. 1 und 2 fanden in dem relativ kleinen Aquarium ihre Stücke nach längerem Umherwandern, das erste nach ca. 4 Minuten; und zwar fanden sie sie erst dann, wenn die Geißeln der äußeren Antennen ganz in die Nähe der Fleischstücke kamen. Die Entfernung betrug unter $^1/_2$ cm, ja es erfolgte vielleicht sogar Berührung. Aber auch dann erfolgte nicht geradliniges Drauflosfahren, sondern unsicheres Tasten und langsames Ergreifen. No. 3 marschierte lange Zeit mit zurückgelegten Geißeln der äußeren Antenne umher und fand nichts. Schließlich stieß er mit der Schere beinahe an das Fleischstück und erfaßte es dann ungeschickt.

Mit denselben Exemplaren machte ich auch den Bindfadenversuch, dessen Ergebnis ich oben für die normalen Individuen geschildert habe. Nach einiger Zeit wurden zwei Exemplare unruhig. Das eine davon begann zu schwimmen, bewegte sich regellos umher, allerdings im freien Wasser, bis seine äußeren Antennenfäden gelegentlich in die Nähe des in der Mitte des Aquariums aufgehängten Fischfleisches kamen. Dann fuhr es sofort darauf los und begann zu fressen. Das zweite Exemplar fand nichts, das dritte suchte gar nicht.

Tiere, welchen die Augen amputiert waren, reagierten niemals beim Einwerfen der Fleischstücke, kamen sie zufällig in deren Nähe vorbei, so erfolgte lebhaftes Zucken der Geruchsantennen. Ich habe oft beobachtet, daß solche Exemplare in einem Abstand von 4—5 cm an den Fleischstücken vorbeigingen, ohne zu reagieren, dann erfolgte das Zucken; die Tiere kehrten um, machten unsichere tastende Suchbewegungen und fuhren schließlich aus 2—3 cm Entfernung gerade auf die Stücke los. Es kommt vor, daß geblendete Tiere in einem Abstand von mehr als 10 cm von dem Fleischstück unruhig zu werden beginnen, dann schwimmen sie und laufen sie nach allen Richtungen ziellos suchend umher. Sie bleiben aber stets in der Nähe des Stückes, nach oben steigend, sich senkend, Kreise beschreibend. Schließlich kommen sie aber in die unmittelbare Nähe des Stückes und fahren dann geradlinig auf dasselbe los. Geblendete Tiere, welche aber im Besitz ihrer Geruchsantennen geblieben sind, finden auch frei am Faden aufgehängte Fleischstücke; allerdings erst nach längerer Zeit.

Aus den angeführten Versuchen und zahlreichen Kontrollversuchen, welche ich gemacht habe, geht also mit Sicherheit hervor, daß die Garneelen beim Auf-

finden der Nahrung in einem weitgehenden Maße durch ein chemorezeptorisches Organ geleitet werden. Aus den Versuchen geht ferner hervor, daß dieses Organ seinen Sitz an der sogenannten Geruchsantenne besitzen muß. Tiere, denen diese Antenne genommen war, zeigten stets eine auffallende Unsicherheit und fanden die Nahrung viel langsamer als Exemplare, die im Besitz dieses Organs waren, einerlei ob letztere sonst vollkommen normale Individuen waren, oder ob sie der Augen und der übrigen Antennen beraubt waren.

Nun erhebt sich aber die Frage, ob dieses chemorezeptorische Organ das einzige seiner Art ist, welches das Tier besitzt. Die angeführten Versuche deuten darauf hin, daß die Garneelen auch noch an anderen Stellen ihres Körpers Endorgane besitzen, welche ihnen gestatten, die chemische Beschaffenheit ihrer Umgebung zu prüfen. So sahen wir, daß Tiere, denen die Geruchsantennen fehlten, immerhin noch imstande waren, die Nahrung überhaupt zu finden. Auch unterschieden sie die Nahrung von irgendwelchen, für sie nicht geeigneten Stoffen. Und zwar geschah die Annahme der Nahrung nach Berührung mit Geißeln der Antennen, mit den Thorakalbeinen oder mit den Mundgliedmaßen.

Einige der Versuche scheinen darauf hinzudeuten, daß der Geißelfaden der äußeren Antenne chemorezeptorische Funktionen besitzt. Tiere mit diesen Antennenfäden fanden die Nahrung immer viel leichter als solche, die derselben beraubt waren. Tiere, denen sämtliche Antennenfäden beider Antennen abgeschnitten waren, benehmen sich ja sehr auffallend. Sie sind ganz außerordentlich unruhig und reizbar. Auch zeigen sie eine geringe Neigung zum Fressen überhaupt, aber sie sind immerhin imstande, ihre Nahrung zu finden.

Es wäre ja nun nicht ausgeschlossen, daß sie beim Erkennen der Nahrung hauptsächlich durch Tastfunktionen geleitet wären; mir scheint dies aber nicht ganz wahrscheinlich, und zwar hauptsächlich aus folgendem Grunde: ich habe oben beschrieben, in welcher Weise ich meine Garneelen mit Fischfleisch fütterte, welches ich mit Indigkarmin blau gefärbt hatte. Dieses Fleisch wurde von den Versuchstieren in den ersten Tagen ohne weiteres genommen; nach einiger Zeit fraßen sie aber solches Fleisch nicht mehr, selbst wenn sie hungrig waren. Und zwar war dies nicht nur bei solchen Exemplaren der Fall, welche vollkommen intakt waren, sondern auch bei den verschiedenen operierten Tieren. Exemplare, welche Stücke gewöhnlichen Fleisches nach Berührung mit den äußeren Antennen oder mit den Beinen ohne weiteres nahmen, ließen die gefärbten Fleischstücke nach solchen Berührungen ohne weiteres liegen. Es ist also höchst unwahrscheinlich, daß es nur die Konsistenz der Nahrung ist, welche durch Tastorgane wahrgenommen wird, sondern es erscheint eine Chemorezeption wahrscheinlich. An den Beinen und ebenso an den Mundteilen habe nun auch ich bisher vergeblich nach Endorganen gesucht, welche für die Chemorezeption verantwortlich

gemacht werden könnten. Etwas anders steht es mit den Geißeln der äußeren Antennen. Sie unterscheiden sich in der Struktur sehr von den anderen Antennengeißeln. Außer Chitinbildungen, welche ich als Versteifungsvorrichtung betrachte, lassen sich bei ihnen eigenartige Kanäle und Poren nachweisen, von denen man wohl vermuten darf, daß sie mit der Funktion der Antennen in näherer Beziehung stehen.

Wenn wir bedenken, daß die wasserbewohnenden Arthropoden zwei Paar Antennen, die landbewohnenden jedoch nur ein Paar besitzen, so werden wir darauf hingewiesen, daß jedes der Antennenpaare eine mit dem Medium zusammenhängende besondere Funktion hat. Es könnte nun bei den wasserbewohnenden Garneelen die Funktion des äußeren Antennenpaares mit etwas ganz anderem als der Chemorezeption zusammenhängen. Doch weisen manche der oben erwähnten Ergebnisse von Experimenten auf die Möglichkeit hin, daß die Geißeln der äußeren Antennen der Sitz eines „topochemischen" Sinnes sind. Meine Versuche reichen nicht aus, um tiefer in diese Frage einzudringen, im Gegenteil, manche meiner neueren Versuche haben mich sogar in bezug auf die Chemorezeption an anderen Stellen des Körpers als der Geruchsantenne sehr skeptisch gemacht. Viele der Tiere, denen ich die Geruchsantenne amputiert hatte, waren im Jahre 1910 sehr schwer zum Fressen zu bringen, sie hielten oft stundenlang die Fleischstücke in den Kieferfüßen, ohne von ihnen zu fressen. Es wäre nicht unmöglich, daß dieses auffallende Benehmen durch vollkommen mangelnde Chemorezeption bedingt war. Doch können natürlich auch noch andere hemmende Faktoren im Spiele gewesen sein. Neuerdings habe ich meine Versuche an den Exemplaren von Leander adspersus fortgesetzt, welche ich mir von Triest nach München habe schicken lassen. Diese Tiere nahmen selbst in vollkommen normalem Zustand Fleischstücke nicht an, die sie mit den Beinen berührt hatten. Erst wenn die Stücke in eine solche Lage gebracht waren, daß das von den Tieren in Bewegung gesetzte Wasser von ihnen aus in die Richtung der Geruchsantennen gewirbelt wurde, dann erst nahmen die Tiere die Fleischstücke wahr und bemächtigten sich ihrer. Es könnte also entweder die früher von mir vermutete Chemorezeption in den Beinen entweder gar nicht vorliegen, so daß die früher beobachteten Tatsachen anders zu deuten wären, oder es könnten die verschiedenen Arten sich in diesem Punkte verschieden verhalten.

Alle diese Fragen denke ich durch neue Experimente genauer zu untersuchen, die angeführten Tatsachen zeigen aber immerhin, daß hier trotz aller früheren Arbeiten noch ein sehr interessantes Untersuchungsgebiet vorliegt.

## 20. a) Versuche zur Analyse der Tangorezeption, b) Funktion der Putzscheren, c) Muskelgefühl und Tasthaare, d) Tasthaare und Wasserbewegung bei Oberflächen- und Tiefseeformen.

Ueber die Tastvorgänge bei den Leanderarten habe ich nur eine kleinere Serie von Versuchen vorgenommen, die meist in engem Zusammenhang mit den früher beschriebenen Beobachtungen standen. Als Organe der Tangorezeption dienen bekanntlich bei den Krebsen wie bei allen mit einem Panzer versehenen Arthropoden die sogenannten Tasthaare. Es sind dies verschieden gestaltete Borsten, welche mit einem Gelenk der Panzeroberfläche eingefügt sind und welche durch Sinneszellen mit feinen peripheren Nerven in Verbindung stehen. Solche Tasthaare befinden sich an allen exponierten Stellen des Crustaceenkörpers: an den Antennengeißeln, an den Beinen, an den Schwimmfüßen, Schwanzplatten, am Rostrum, an allen Kanten und vorragenden Punkten des Körpers. Sie sind an allen Gelenken vorhanden und vor allen Dingen an den Enden der Gliedmaßen. Sie spielen jedenfalls eine sehr wichtige Rolle bei all den Reaktionen, welche das Tier bei Berührungen zeigt.

Ein Hauptsitz der Tangorezeption sind natürlich die langen Geißeln der Antennen, welche mit Tasthaaren reichlich besetzt sind. Ich habe oben (p. 249) geschildert, wie sie das Tier nach allen Seiten sichern und man sieht oft, wie die Antennenfäden die ganze Umgebung des Tieres prüfen. Wenn man einen Leander der langen Antennenfäden beraubt, so wird das Tier in seinen Bewegungen sehr unsicher, in seinem gesamten Benehmen unruhig und gereizt. Das liegt natürlich an dem Ausfall der gesamten kombinierten Funktionen der Antennen, zu einem großen Teil aber sicherlich an dem Ausfall der Tastfunktionen der Geißeln. Hierzu vergleiche auch die Angaben über die Rolle der Geißelfäden bei der Nahrungsfindung, p. 279.

Wir haben oben wiederholt schon von dem Thigmotropismus des Tieres gesprochen, welcher es veranlaßt, sich in den Ecken und Winkeln des Aquariums aufzuhalten. Wir haben auch schon davon gesprochen, daß die Tiere rauhe Stellen bevorzugen. In vielen Fällen kann man konstatieren, daß selbst ihre Einstellung zum Licht verändert werden kann, wenn man ihnen eine rauhe Unterlage darbietet. Bei all diesen Vorgängen sucht das Tier mit einer größeren Anzahl von Tasthaaren Berührung mit den Gegenständen seiner Umgebung.

Die Tasthaare sind zum Teil kurze einfache Borsten, manche von ihnen sind aber auch lang und gefiedert. Manche sind in den Panzer ziemlich starr ein-

gefügt, andere sind durch den Besitz eines Kugelgelenks an ihrer Basis sehr leicht beweglich. Je nach Form und Stellung und Beweglichkeit muß den Tasthaaren eine etwas differente Funktion zukommen.

Die langen und gefiederten Tasthaare besitzen eine oft relativ sehr beträchtliche Oberfläche. An den Rändern mancher Organe bilden sie infolge der gegenseitigen Berührung ihrer Fiedern geradezu eine Art von Gitter. Da bei solchen Tasthaaren der nervöse Endapparat meist nicht sehr tief in die Basis des Haares hineinreicht, und vor allen Dingen keine nervösen Endigungen zu den Fiedern der Haare hinführen, so müssen wir wohl annehmen, daß die Hauptbedeutung der Fiederung eben in der Oberflächenvergrößerung liegt. Dieselbe kommt zur Geltung einmal bei den Häutungsvorgängen und dann bei der Funktion des

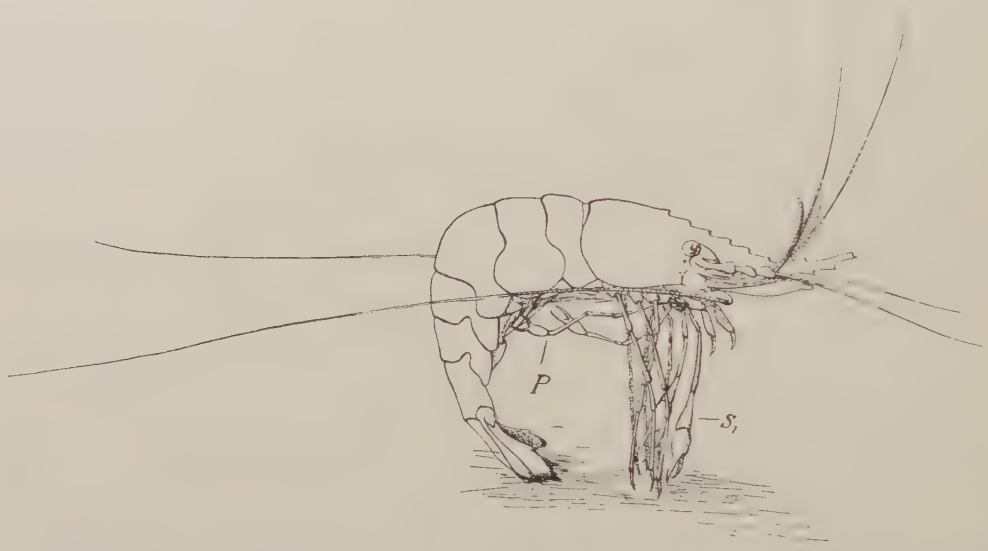



Fig. M. Putzstellung eines Leander xiphias, der sich mit den Putzscheren das Abdomen säubert. *S* große Reserven. *P* Putzscheren.

Haares als Tasthaar. Solche gefiederte Haare müssen eine viel feinere Reaktion auf schwache Bewegungen des umgebenden Mediums liefern, ferner können sie sich infolge ihrer Fiedern sehr leicht mit den benachbarten Haaren zu einem auf Druck und Zug gemeinsam reagierenden Ganzen vereinigen.

Allerdings werden in solchen gefiederten Haaren sehr leicht alle möglichen Schmutzpartikel hängen bleiben. Bekanntlich sind aber die Garneelen wie die meisten Dekapodenkrebse an ihrem Körper sehr sauber; sie verdanken dies hauptsächlich der unablässigen Funktion der Putzscheren. Das kleine Scherenpaar der Leanderarten sitzt auf langen, sehr beweglichen Stielen. Mit denselben kann es an alle möglichen Teile des Körpers gelangen. Ich habe schon oben

erwähnt, daß bei Verwundungen die Tiere sofort mit den Putzscheren an die blutigen Stellen hinlangen, dieselben abtasten und abwischen. Auch nach dem Fressen oder wenn das Tier sich sonstwie beschmutzt hat, findet man es alsbald in emsigster Putztätigkeit. Man sieht die Tiere mit den Putzscheren anhängende Schmutzpartikel abzupfen, sie fahren zwischen Borsten und Gelenken hinein und vielfach kann man sogar feststellen, daß sie die Putzscheren in geschlossenem Zustande anwenden, indem sie an den zu reinigenden Körperteilen hin und her fahren. Die Putzscheren sind nämlich, wie die beistehenden Abbildungen (Fig. N, O, P) erkennen läßt, an ihren Außenkanten mit einigen Gruppen von starren Borsten versehen. Diese wirken direkt wie eine Bürste, wenn das Tier mit geschlossener Putzschere hin und her reibt. Und so kann man die Tiere einen Teil ihres Körpers nach dem andern reinigen sehen; sie putzen die Augen, das Rostrum, die Antennenfäden, sie bürsten sich wie mit einer Zahnbürste die Mundgliedmaßen, ja man sieht sie sogar mit den Putzscheren mit aller Sorgfalt in die Kiemenhöhle hineinfahren, und da die Tiere so durchsichtig sind, kann man deutlich erkennen, wie sie sich die einzelnen Kiemenblätter abwischen.

Fig. N. Putzscheren von Leander xiphias. Charakteristische Haltung der Putzscheren, von vorn gesehen.

Oft reinigen die Tiere auch ihren Schwanzfächer; dann biegen sie ihren Hinterleib so stark nach vorn, daß sie sogar manchmal das Uebergewicht bekommen und nach hinten überkippen (vgl. Fig. M). Die Ränder des Schwanzfächers werden dann in die Nähe des Mundes gebracht und mit dem Putzscherenpaar den Rändern entlang gezwickt und gebürstet.

Tiere, denen man sämtliche Antennenfäden amputiert hat, benützen zum Ersatz der Tastfunktionen ihre Scherenfüße und Beine. Sie sind ganz außerordentlich reizbar, bewegen sich sehr vorsichtig und sind fast immer in Bereitschaftsstellung. Vor allem die großen Scheren, oft aber auch die Putzscheren werden weit geöffnet vorgestreckt und führen unablässig tastende Bewegungen aus, wobei sicherlich die sehr zahlreichen Tasthaare an ihnen eine wichtige Rolle spielen.

Betrachten wir die Abbildung der Putzscheren etwas genauer, so fallen uns einige Gruppen von Haaren auf, welche sich in der Nähe der Gelenke befinden. Es sind dies kürzere oder längere starre Borsten, welche so angeordnet sind, daß sie bei den verschiedenen Bewegungen der Glieder entweder mit bestimmt geformten Oberflächenteilen des Panzers oder mit anderen Borstenreihen in Berührung kommen. Da diese Haare Tasthaare sind, welche mit Sinneszellen in Verbindung stehen, so gibt uns die Art ihrer Anordnung ohne weiteres eine

Fig. O.

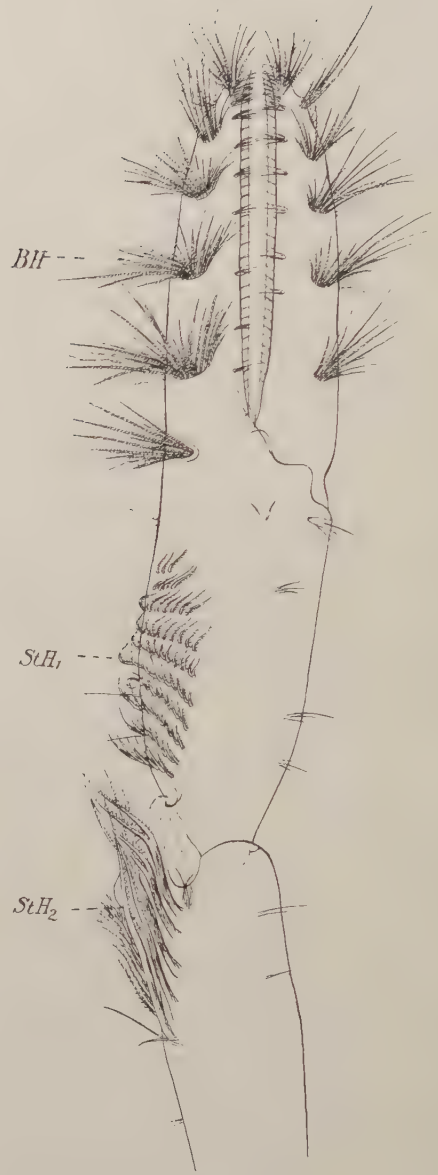



Fig. P.

Fig. O und P. Details der Putzscheren von Leander xiphias. Fig. O: ganzer Scherenfuß von der Kante. Fig. P: Scherenteil von der Fläche. *BH* Bürstenhaare. $StH_1$—$StH_4$ Gruppen von Stellungshaaren.

Vorstellung von ihrer Funktion. Man ist im allgemeinen geneigt, anzunehmen, daß die jeweilige Stellung eines Körperteils bei den Crustaceen durch Muskelgefühl geregelt werde. Die Koordination der Bewegungen im Zentralnervensystem wird nach dieser Annahme in den einzelnen Teilen des Körpers jeweils durch das Muskelgefühl reguliert, durch welches dem Zentralorgan der jeweilige Zustand des betreffenden Körperteils mitgeteilt wird. Es scheint mir viel wahrscheinlicher, daß bei unseren Crustaceen ein Hauptteil dieser Funktion den geschilderten Tasthaaren zukommt. Ich möchte sie als Stellungshaare bezeichnen, denn je nach der Stellung des betreffenden Gliedes zu seinem Nachbarglied muß eine verschieden große Zahl dieser Haare gereizt werden. Auch muß je nach der Stellung die Intensität des Druckes oder Zuges erheblich variieren. Ich bin der Ansicht, daß diese Stellungshaare von großer Bedeutung für das Zustandekommen der zweckmäßigen Stellungen und Bewegungen bei unseren Crustaceen sind.

Ich habe oft darüber nachgedacht, welche Funktion dem Rostrum der Garneelen zukommt. Es ist ja sehr charakteristisch, daß ein gut ausgebildetes Rostrum nur bei schwimmenden Tieren vorkommt. Ihre Verwandten, welche zur kriechenden Lebensweise übergehen, verlieren schrittweise ihr Rostrum. Am stärksten ist das Rostrum ausgebildet bei pelagischen Tieren. Es mag sein, daß, wie ich früher schon vermutet habe, bei sehr starker Ausbildung das Rostrum eine gewisse Rolle für die Gewichtskompensation des schwebenden Körpers spielt. Bei den Leanderarten konnte ich einen derartigen Einfluß nicht mit Sicherheit feststellen. Tiere, denen ich das Rostrum amputiert hatte, lebten sehr lange. Im Anfang schien es besonders bei Weibchen, deren Hinterleib mit Eiern belastet war, als ob es ihnen eine gewisse Schwierigkeit mache, das Vorderende nach unten zu richten. Nachdem sich jedoch die Tiere beruhigt hatten, und die Wunde geheilt war, konnte ich in dem Benehmen der Tiere keinen wesentlichen Unterschied gegenüber den normalen Individuen feststellen. Jedenfalls sind die Tiere mit Rostrum besonders empfindlich gegen Berührungen von vorne; auf ganz leise Berührungen des Rostrums reagieren die Garneelen durch einen mächtigen Sprung nach hinten.

Ueber die Funktionen der Statocyste, welche ja von BETHE und KREIDL so vorzüglich untersucht worden ist, habe ich keine eingehenderen Untersuchungen angestellt. Es ist mir aufgefallen, daß alle Individuen, denen ich Teile der inneren Antenne, an deren Basis sich ja die Statocyste befindet, amputiert hatte, merkwürdig schlaff wurden. Es ließ sich bei ihnen ein deutliches Nachlassen des Muskeltonus konstatieren.

Von Interesse dürfte in diesem Zusammenhang auch die Beobachtung sein, daß die aus größerer Tiefe heraufgebrachten bathypelagischen Garneelen sehr

häufig erhebliche Gleichgewichtsstörungen aufweisen. Sie liegen vielfach dauernd auf der Seite und führen auf der Seite liegend Manegebewegungen aus. Es scheint dies auf eine Schädigung der Statocysten zurückführbar zu sein.

Bekanntlich sind die Haare in den Statocysten ganz nach dem Typus der Tasthaare gebaut. Offenbar spielen nun auch die auf anderen Regionen des Körpers verteilten gewöhnlichen Tasthaare eine nicht unwesentliche Rolle bei der Ausbalancierung des Körpers. Ich habe schon früher auf die Beteiligung der Tasthaare an der Erhaltung des Gleichgewichts bei Dekapoden hingewiesen, als ich bei gewissen Krabbenarten der Stillwasserzone die merkwürdigen federartigen Balancebeine beschrieb (Latreillia, DOFLEIN 1906). Hier bei unseren Garneelen kommen für diese Betrachtungen vor allem auch die Haare in Betracht, die sich auf den Schwimmplatten des Schwanzfächers befinden. Es war mir bei meinen Versuchen aufgefallen, daß die Tiere gegen Berührung des Schwanzfächers von oben oder von unten außerordentlich empfindlich sind. Sie reagieren auf leise Berührungen von der einen Seite durch eine kompensierende Bewegung auf der anderen Seite. Auch kann man leicht feststellen, daß die gleichen Stellen sehr empfindlich gegen Wasserbewegung sind.

Untersucht man nun die Platten des Schwanzfächers genauer, so bemerkt man, daß außer den langen starren Haaren, welche den Rand einsäumen, sich auf der Fläche federartige, mit einem Gelenk eingefügte Sinneshaare befinden, in deren basalen Teil ein schon im Leben sichtbarer Nervenfortsatz eindringt. Es sind dies offenbar empfindliche Tasthaare, welche das Tier besonders bei seinen Schwimmbewegungen über den Wasserdruck orientieren resp. durch bestimmte Reflexe die Bewegungen je nach den Bewegungen des umgebenden Wassers koordinieren helfen.

In dieser Auffassung werde ich durch Beobachtungen bestärkt, welche ich an pelagischen Tiefseeformen gemacht habe. Bei solchen Formen, so z. B. bei Acanthephyra Grimaldii, sind ganze Teile des Körpers, vor allen Dingen aber die Schwanzplatten, vollkommen mit federförmigen Tasthaaren bedeckt. Diese überziehen manchmal wie ein Schuppenkleid die ganze Oberfläche der betreffenden Organe. Da nun diese bathypelagischen Tiere ihr ganzes Leben im freien Wasser schwimmend zubringen, so ist für sie von besonderer Bedeutung, wenn sie Einrichtungen besitzen, um die Schwimmbewegungen auf das feinste zu koordinieren. Das würde aber sicher in sehr vollkommener Weise erreicht durch ein Kleid von solchen gegen Wasserdruck sehr empfindlichen Tasthaaren.

Diese Ausführungen zeigen, daß die Tasthaare der Crustaceen viel mehr Beachtung verdienen, als sie bisher gefunden haben. Ihre so vielgestaltige Form, ihre Größe und Stellung am Körper ist sicher von großer Bedeutung und ermöglicht ihnen im Leben ihrer Träger eine Rolle zu spielen, welche denselben

eine größere Anzahl komplizierter Sinnesorgane erspart. Das morphologische und physiologische Studium der Sinneshaare bei Crustaceen, welche unter verschiedenen Existenzbedingungen vorkommen, wird uns sicher eine Menge neuer, interessanter Aufschlüsse bringen.

## 21. Individuelle Gewohnheiten und Dressurfähigkeit der Leanderarten.

Die von mir beobachteten Leanderarten werden in ihrem Benehmen überraschend schnell durch die Bedingungen ihrer jeweiligen Umgebung beeinflußt. Ich habe oben wiederholt erwähnt, daß die Tiere, welche frisch gefangen worden waren, sich ganz anders verhalten als die Exemplare, welche schon länger im Aquarium gehalten worden sind.

Das äußert sich schon darin, daß sie immer weniger gegen die täglich sich wiederholenden Störungen reagieren, welchen sie bei der Reinigung des Aquariums, beim Wasserwechsel, bei den Beobachtungen und Experimenten ausgesetzt sind. Ich habe auch schon darauf aufmerksam gemacht, daß die Feststellung dieser Tatsachen uns bei Schlußfolgerungen aus den beobachteten Tatsachen sehr zur Vorsicht mahnt.

So nimmt ein Tier, welches schon einige Wochen im Aquarium wohnt, auf dieselben Reize hin, welche ein frisches Tier zum Aufbäumereflex oder gar zur Flucht durch Rückstoßschwimmen veranlassen, nicht einmal mehr die Bereitschaftsstellung ein.

Ich habe mit meinen Garneelen vielfach Versuche angestellt, welche bis zu einem gewissen Grade an die Experimente erinnern, welche z. B. Wasmann bei seinen Ameisen zu der Ueberzeugung geführt haben, daß diese sozialen Insekten „lernfähig“ seien. Exemplare von Leander xiphias und L. treillanus z. B. welche im Aquarium nahe der Glaswand zu sitzen pflegten, habe ich regelmäßig durch Bewegungen mit einem Handtuch gereizt. Während sie im Anfang durch starke Bewegungen reagierten, nahmen diese mit der Zeit ab und schon nach einer Woche reagierten die Tiere kaum mehr durch schwache Antennenbewegungen. Gegen ungewohnte Vorgänge in ihrer Umgebung waren sie aber immer noch ebenso reizbar wie am ersten Tag.

Man kann auch leicht feststellen, daß, wenn man innerhalb weniger Minuten einen Leander durch Beschattung oder durch Bewegung eines Gegenstandes in seiner Nähe mehrmals reizt, daß rasch die Reaktion abnimmt. Das Tier wird wohl noch schwach gereizt; man bemerkt dies an dem leichten Zucken der Fäden $F_2$ b und $F_2$ c der inneren Antennen (vgl. Fig. A); aber es erfolgt weder Bereitschaftsstellung noch Sprung, die bei den ersten Reizen noch eintraten.

Es ist sehr bemerkenswert, daß im Gegensatz zu Leander Galathea sich sehr langsam an regelmäßig wiederkehrende Reize gewöhnt. Noch nach 14 Tagen reagieren die Tiere wie am Anfang in der promptesten Weise; ebenso während des gleichen Versuches nach vielen Reizen, die etwa während einer halben Stunde das Tier getroffen haben.

Noch auffallender in bezug auf Gewöhnung sind die Ergebnisse, welche ich in München mit Exemplaren von Leander adspersus aus Triest erhielt. Ich fütterte diese Tiere regelmäßig mit kleinen Stücken von Muschelfleisch (von Anodonta), bei welcher Kost sie sehr gut gediehen, ihre Häutungen gut abmachten und monatelang am Leben blieben, wenn nur die Durchlüftung ihrer kleinen Aquarien gut funktionierte.

Ich pflegte sie zu füttern, indem ich von einer bestimmten Seite die Stücke Muschelfleisch von oben her in das Aquarium warf, wobei ich dafür sorgte, daß jedes im Aquarium befindliche Individuum sein Futter bekam.

Nachdem die Tiere in dieser Weise regelmäßig 14 Tage bis 3 Wochen lang jeden zweiten Tag gefüttert worden waren, bemerkte ich zu meinem Erstaunen, daß die Tiere unruhig wurden und an die Oberfläche des Wassers schwammen, wenn ich nur an die betreffende Ecke des Aquariums herantrat und meine Hand an die Oberfläche des Wassers hielt. Ja, wenn ich meinen Finger in das Wasser eintauchte, so schwammen sie an denselben heran und faßten die Haut mit den Scheren an. Früher waren sie bei Annäherung der Hand erschreckt worden und beim Eintauchen des Fingers davongeschnellt.

Hielt ich ihnen nun mit der Pincette oder mit den Fingern das Futter hin, so kamen sie herbei und nahmen es aus der Hand. Die Tiere hatten also in erstaunlich kurzer Zeit eine Dressur durchgemacht.

Es ist sehr interessant und spricht durchaus für meine oben begründete Annahme, daß die Leanderarten Tagtiere sind und bei Tag gut sehen, daß diese Gewöhnung der Tiere nur in den hell aufgestellten Aquarien mit klarem Wasser eintrat. In den etwas düsterer aufgestellten Aquarien trat sie nicht ein, da dauerte es überhaupt immer etwas länger, bis die Tiere ihr Futter fanden. Dasselbe galt für die Becken, in denen das Seewasser, dessen Erneuerung im Binnenland immer etwas Schwierigkeiten macht, durch die Fäkalien der Garneelen und deren fortgesetzte Aufwirbelung durch die Durchlüftung getrübt war.

Es ist ferner von Bedeutung, daß geringfügige Aenderungen genügen, um den Erfolg der Dressur wieder zunichte zu machen. Als ich die Garneelen aus einem Aquarium, in welchem sie gut gelernt hatten, aus der Hand zu fressen, zur Wassererneuerung in ein anderes Aquarium übersetzte, war sofort die ganze Gewöhnung wieder aufgehoben. Die Tiere mußten von neuem dressiert werden, was wieder tagelang dauerte. Ich habe sie überhaupt nicht wieder ganz so weit

gebracht, als sie vorher gekommen waren, da sie vor Beendigung der neuen Dressur zugrunde gingen, weil in einer Nacht die Durchlüftung an ihrem Aquarium versagte.

Die hier mitgeteilten Tatsachen sind für mich der Anlaß gewesen, Experimente auf einer breiteren Basis zu beginnen. Denn sie zeigten mir, welch günstige Objekte die Garneelen auch für vergleichend-psychologische Experimente darstellen.

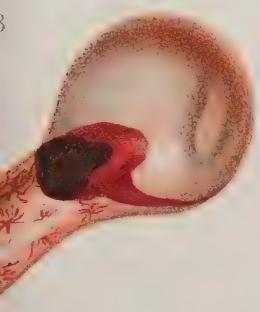
Ueberhaupt habe ich diese ganze Studie in einer Form abgefaßt, welche deutlich zeigt, daß sie nur die Basis für weitere Forschung abgeben soll. Welchen Nutzen das genaue Studium des Baues, der Lebenserscheinungen und Lebensbedingungen einer einzelnen Tierform auch für das Verständnis der verwandten Tiere besitzt, das beweisen wohl die vergleichenden Exkurse, welche ich einzelnen Kapiteln angefügt habe.

Die Garneelen aus der Gattung Leander sind nun aber ganz besonders geeignete Objekte für eine solche eingehende Erforschung. Sie sind sehr häufig, leicht im Aquarium zu halten, selbst im Binnenland, denn sie halten langen Transport und eine ziemlich schlechte Behandlung aus. Als hochstehende Arthropoden sind sie aber für unsere Erkenntnis der Lebensvorgänge von Tieren, welche zwischen den niederen Tieren und den höchsten so ziemlich in der Mitte stehen, von großer Bedeutung.

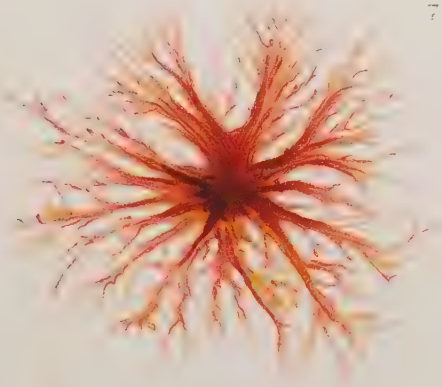
Ich habe die Garneelen nun durch diesen Versuch für mich und andere für ein tiefer eindringendes Studium präpariert. Ich biete daher vorläufig hauptsächlich Anfänge zu solchem Studium und Problemstellungen. Ich habe aber, während ich diese Arbeit niederschrieb, um sie meinem verehrten Lehrer und Freund Richard Hertwig zu seinem 60. Geburtstag widmen zu können, bereits begonnen, in Gemeinschaft mit meinen Schülern das Angefangene fortzusetzen und auszubauen. Richard Hertwig, dessen reichem Geist kein Gebiet der Zoologie fremd ist, widme ich diese Studie mit um so größerer Freude und Dankbarkeit, als einige der behandelten Probleme in mir durch Diskussionen, welche ich mit ihm hatte, angeregt worden sind.

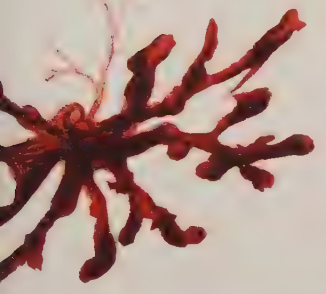
## Literaturverzeichnis.

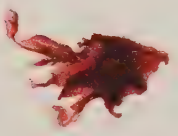
Aurivillius, C. (1889), Die Maskierung der oxyrhynchen Dekapoden, in: Svenska Vet. Akad. Handl., Vol. 23, Stockholm.
Bethe, A. (1897 A), Das Nervensystem von Carcinus maenas I., in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50, p. 460.
— (1897 B), Dasselbe II., ebenda, Bd. 50, p. 589.
— (1898), Dasselbe III., ebenda, Bd. 51, p. 382.
Doflein, F. (1903), Die Augen der Tiefseekrabben, in: Biol. Centralbl., Bd. 23, p. 570.
— (1905), Brachyura, in: Ergebnisse Deutsch. Tiefsee-Expedition, Bd. 6.
— (1906), Ostasienfahrt, Leipzig.
— (1908), Ueber Schutzanpassung durch Aehnlichkeit, in: Biol. Centralbl., Bd. 28, p. 243.
Exner, S. (1891), Physiologie der facettierten Augen, Leipzig-Wien.
Faxon, W. (1895), The stalk-eyed Crustacea, in: Reports etc.; in: Mem. Mus. Comp. Zool. Cambridge, Vol. 18, p. 1.
Fol, H. (1886), L'instinct et l'intelligence. Rev. Scient., Sér. 3, No. 7.
Gamble and Keeble (1900), Hippolyte varians, a study in colour change, in: Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. 43, p. 589.
— (1904), The colour-physiology of higher Crustacea, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 196, p. 295.
Keeble s. Gamble.
Kreidl (1893), Weitere Versuche zur Physiologie des Ohrlabyrinths, in: Sitz.-Ber. Akad. Wien.
Krukenberg (1882), Vergl. physiol. Studien, II. Reihe, 3. Abt., p. 92.
Minkiewicz, R. (1907), Analyse expérimentale de l'instinct de déguisement chez les Brachyures oxyrhynques, in: Arch. Zool. exp., Vol. 7. Notes et Rev., No, 2, p. XXXVII.
— (1908), Etude expérimentale du synchromatisme de Hippolyte varians, in: Bull. Acad. Sci. Cracovie, Nov. 1908.
Newbigin, M. (1897), The pigments of decapod Crustacea, in: Journ. of Physiol., Vol. 21, p. 237.
Parker (1903), The phototropism of the mourning-cloak butterfly. Mark anniversary.
Pouchet, G. (1876), Les changements de coloration sous l'influence des nerfs, in: Journ. d'Anat. et Physiol., T. 12.
Steuer, A. (1910), Planktonkunde, Leipzig.



7

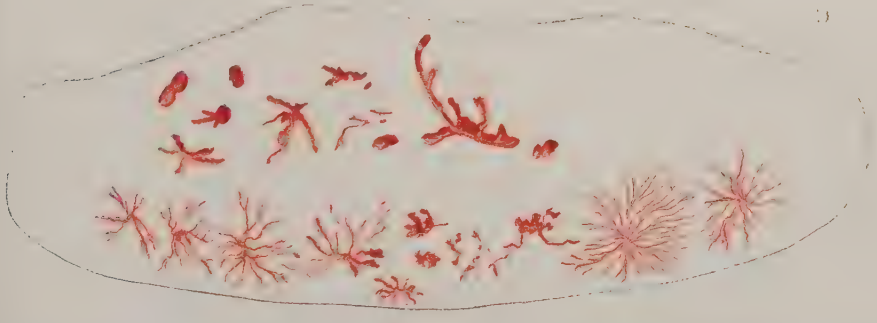






6

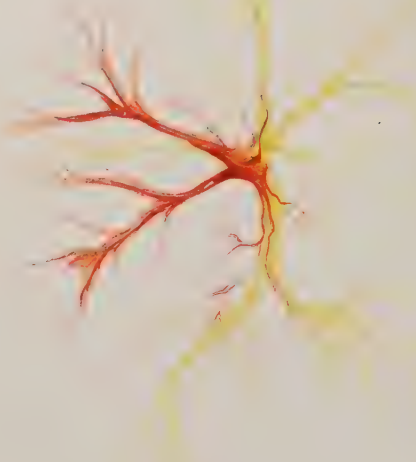
5



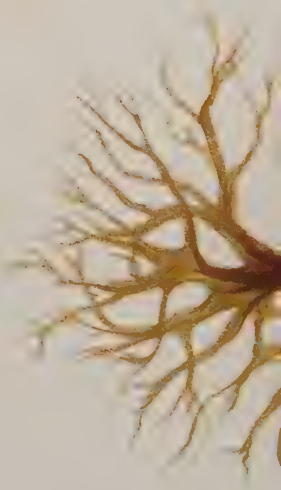
3

11.

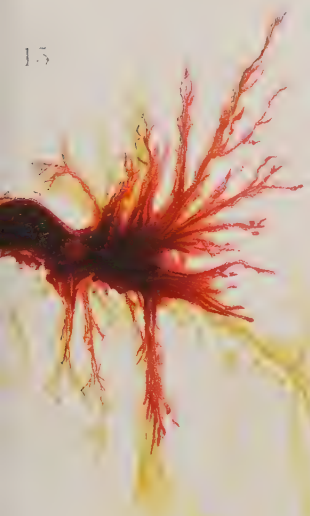
12.



14.



15.



14.

16.

17.

scher in Jena

Doflein u. Dr. Ehrlich gez.

18.

19.

Lith. Anst. v. A. Giltsch. Jena.

cher in Jena.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 17.

Fig. 1. Leander xiphias. 1 : 1, nach dem Leben gemalt. Exemplar mit der bei Monaco häufigsten Färbung.

Fig. 2. Ein solches Exemplar nach 4-wöchentlichem Aufenthalt im Dunkeln. Nach der Skizze gemalt.

Fig. 3. Ein solches Exemplar (wie Fig. 1) nach 3-tägigem Aufenthalt im Dunkeln, in eisgekühltem Wasser. Nach der Skizze gemalt.

Fig. 4. Leander treillanus, 1 : 1, nach dem Leben gemalt. Bei Monaca typische Färbung.

Fig. 5—7. Drei Formen monochromatischer (?) roter Chromatophoren von Leander treillanus.

Fig. 8. Auge von Gennadas, dargestellt, um das reichliche rote Pigment zu zeigen. Der Goldglanz des Auges ist weggelassen. Vergr. ca. 40.

Fig. 9. Beinglied von Gennadas mit zahlreichen Chromatophoren, zeigt, daß dieselben alle rein monochromatisch rot sind. Vergr. ca. 80.

### Tafel 18.

Chromatophoren von Leander treillanus.

Fig. 10—12. Gelbrote Chromatophoren mit verschiedenem Grad der Expansion des roten Pigments.

Fig. 13. Rotgelbes Chromatophor mit reichlich Rot. Längsstreifung der Chromorhizen.

Fig. 14 u. 15. Stark lichtbrechende Chromatophoren bei durchfallendem Licht. Hauptpigment erscheint braun, daneben ist Rot und Gelb (Fig. 14) oder nur Rot vorhanden (Fig. 15).

Fig. 16 u. 17. Stark lichtbrechende Chromatophoren bei auffallendem Licht; Fig. 16 fast rein weiß, Fig. 17 gelb und rot.

### Tafel 19.

Fig. 18. Zwei rein rote Chromatophoren mit der blauen Substanz in der Hypodermis. Netzbildung der Chromorhizen. (Aus den braunen Bändern an den Seiten des Abdomens von L. treillanus.)

Fig. 19. Rein gelbes Chromatophor von L. treillanus.

Fig. 20. Einzelne gestreifte Chromorhizen eines rein gelben Chromatophors von L. treillanus. Zeigt deutlich das Chromorhizenskalat. Vergr. ca. 500.

Fig. 21. Rein gelbes Chromatophor von Leander xiphias.

Fig. 22. Gelbrotblaues Chromatophor von L. xiphias. Netzbildung der Chromorhizen. Blauer Farbstoff in den Chromorhizen zum Teil in Schollen. Er ist aber auch im Gewebe zwischen den Chromorhizen imbibiert.

Fig. 23. Rotblaues
Fig. 24. Rotblaugelbes
Fig. 25. Weißrotblaues
Fig. 26. Rotblaugelbweißes
} Chromatophor von L. xiphias.

## Tafel 20.

Photographien lebender Dekapoden. Momentaufnahmen $^1/_{25}$".

Fig. 27. Leander treillanus, Ruhestellung.

Fig. 28. Leander treillanus, aufwärts schwimmend.

Fig. 29. Leander xiphias, Ruhestellung.

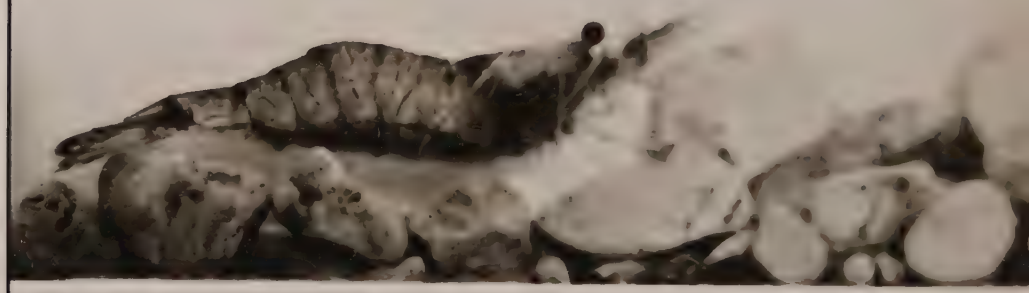
Fig. 30. Galathea strigosa vom Rücken, Deutbewegungen mit den äußeren Antennen ausführend.

Fig. 31. Galathea strigosa von der Seite.

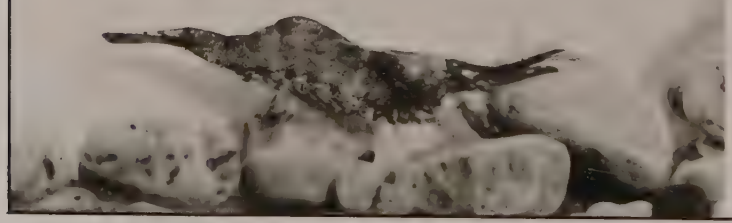
Fig. 27—31 in natürlicher Größe.

Die Figuren der Taf. 17—19, bei denen Vergrößerungen nicht besonders vermerkt sind, sind bei 80-facher Vergrößerung ausgeführt.

27



29



30

Doflein.

28

31

ner in Jena.

X.

# Beobachtungen über den Vorgang der Erwärmung beim winterschlafenden Igel.

Von

Dr. Tanzo Yoshida und Ernst Weinland.

(Aus dem Physiologischen Institut in München.)

Nachdem WEINLAND und RIEHL [1]) auf indirektem Wege (durch Bestimmung des Gaswechsels) und auf direktem Wege gezeigt haben, daß beim Murmeltier während des Erwachens aus dem Winterschlaf in reichlicher Menge Glykogen verbrannt wird, während dies beim Schlafen und Wachen im Winter nicht der Fall war, war es die nächste Aufgabe, zu prüfen, ob auch bei Winterschläfern (Heterothermen) aus anderen Ordnungen als der der Nagetiere dasselbe Verhalten statthabe, ob auch bei diesen der Prozeß des Aufwachens und der Erwärmung mit reichlicher Verbrennung von Kohlehydrat (neben Fett) verbunden sei oder nicht.

Erst wenn diese Frage beantwortet ist, ist es möglich, weiter in das Problem der Thermogenese der hetero- und auch der homoiothermen Tiere einzudringen, erst dann läßt sich beantworten, ob der beim Murmeltier eingeschlagene Weg einen Spezialfall bildet, oder ob ihm allgemeinere Bedeutung zukommt.

Wir haben zu diesem Zweck einen winterschlafenden Insektenfresser gewählt, den Igel. Ueber die Ordnung der Chiropteren sind in allerletzter Zeit, nachdem unsere Versuche schon abgeschlossen waren, einige Befunde von HARI [2]) und REACH [3]) mitgeteilt worden, auf die wir unten zu sprechen kommen werden. An früherer Stelle haben MIMACHI und WEINLAND [4]) einige Beobachtungen über den Gaswechsel des Igels in der warmen Jahreszeit mitgeteilt; diese ergaben für hungernde Tiere in den ersten Hungertagen,

---

1) WEINLAND und RIEHL, Beobachtungen am winterschlafenden Murmeltier, Zeitschr. f. Biol., Bd. 49, p. 37 und Ueber das Verhalten des Glykogens beim heterothermen Tier, ebenda, Bd. 50, p. 75.

2) P. HARI, Beitrag zur Kenntnis der chemischen Wärmeregulation der Säugetiere. PFLÜGERS Arch., Bd. 130, p. 90 und: Der respiratorische Gaswechsel der winterschlafenden Fledermaus, ebenda, p. 112.

3) FELIX REACH, Beitrag zur Physiologie des Winterschlafs, NEUBERGS Zeitschr., Bd. 26 (1910), p. 391.

4) MIMACHI und WEINLAND, Beobachtungen am Igel in der Periode der Nahrungsaufnahme, Zeitschr. f. Biol., Bd. 55, 1910.

solange die Tiere im wesentlichen ihre eigene Temperatur festhalten konnten (33—35° C), pro Kilogramm und Stunde eine Ausscheidung von:

1,50—0,82 g $CO_2$

1,26—0,75 g $H_2O$

und eine Aufnahme von:

1,38—1,05 g $O_2$

Die höchsten Werte wurden beobachtet, wenn die Tiere am Vortage reichlich (mit Fleisch) gefüttert worden waren, während die niederen Werte sich ergaben, wenn die Tiere schon vor dem Versuch mindestens einen Tag gehungert hatten. Die respiratorischen Quotienten ($CO_2 : O_2$) schwankten zwischen 0,80 und 0,63. Auch hier fanden sich die niederen Größen (0,71—0,63) an den Tagen, an welchen schon vor dem Versuchstag von den Tieren gehungert worden war.

Wir haben bei den hier vorliegenden Versuchen in der Winterzeit das Tier zunächst ebenfalls im Wachzustand bei erhöhter (Eigen-)Temperatur untersucht, um eine Grundlage für den Vergleich mit dem Sommertier zu erhalten. Die Resultate der angestellten 3 Versuche gibt Tabelle I.

Tabelle I. Igel, Gaswechsel

| Versuch No. | Datum | Igel No. | Gewicht ante g | Gewicht post g | Versuchsdauer | Gewichtsverlust total g | Kot und Harn g | durchgeströmte Luft Liter | davon analysiert Liter |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| I | 2.—3. II. 1909 | 1 | 983,32 | 903,81 | $21^h\ 57'$ ($24^h$) | 79,51 | 51,63 | 10 530 | 164,3 |
| II | 12.—13. II. 1909 | 1 | 891,25 | 874,68 | $22^h\ 11'$ ($24^h$) | 16,57 | Harn (—) Kot 0,17 | 11 118 | 141,7 |
| III | 19.—20. II. 1909 | 1 | 844,25 | 824,56 | $24^h\ 0'$ | 19,69 | Kot + Harn 3,455 | 10 255 | 132,1 |

Das Tier nahm während der Versuchszeit in den Tagen, an welchen es sich nicht im Respirationsapparat befand, gewöhnlich etwas Nahrung (Milch und Semmel) auf, doch nur wenig, und dementsprechend sank sein Gewicht vom 2. bis 20. Februar 1909 von 983 auf 844 g ab. Das Tier wachte bei einer Zimmertemperatur von 15°—17,4° C in den verschiedenen Versuchen in seinem Respirationsbehälter.

Die Kohlensäure (1,29—0,98 g) wie der Sauerstoff (1,15—0,95 g) liegen mit ihren Werten pro Kilogramm und Stunde in derselben Höhe wie im Sommer. Die Wasserwerte (0,82—0,78 g) scheinen dieselbe Höhe wie im Sommer nicht zu erreichen. Beachtenswert ist vielleicht, daß die Werte mit fortdauerndem Hunger

allmählich etwas absanken. Die respiratorischen Quotienten dieser Versuche liegen bei 0,732—0,746, sie entsprechen Oxydationsprozessen, bei denen die Fettverbrennung alle anderen weit überwiegt, so daß beinahe von einer fast reinen Fettverbrennung gesprochen werden kann (s. unten).

Versuche über den Gaswechsel während des eigentlichen, tiefen Schlafes haben wir nicht angestellt, da die Tiere in diesem Zustand, nach dem was bis jetzt, besonders durch PEMBREY [1]), ferner in letzter Zeit durch NAGAI [2]) bekannt geworden ist, kein prinzipiell anderes Verhalten aufweisen, als die anderen Winterschläfer, z. B. das Murmeltier.

Dagegen war es unser Plan, einige Versuche an dem erwachenden Tier anzustellen, da hierüber, außer einigen Beobachtungen von PEMBREY, nur wenige zuverlässige Beobachtungen vorliegen, die von WEINLAND und RIEHL am Murmeltier gemacht worden sind.

Es ergab sich nun zunächst bei näherer Beobachtung des Igels in der Schlafperiode, daß bei diesem Tier die Verhältnisse in einiger Hinsicht etwas

bei erhöhter Körpertemperatur.

| $CO_2$ g | $H_2O$ g | $O_2$ g | $\frac{CO_2}{O_2}$ | Nahrung | pro Kilogramm und Stunde $CO_2$ g | pro Kilogramm und Stunde $H_2O$ g | pro Kilogramm und Stunde $O_2$ g | Anmerkungen | Versuch No. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 27,93 (30,50) | . | . | . | gestern $^1/_4$ Liter Milch und eine Semmel | 1,29 | . | . | wacht, Zimmertemperatur 15° C | I |
| 22,96 (24,84) | 16,265 (17,60) | 22,82 (24,69) | 0,732 | dgl., aber nicht ganz gefressen | 1,161 | 0,8226 | 1,154 | wacht, Zimmertemp. 16,5—17,2° C | II |
| 19,78 | 15,75 | 19,29 | 0,746 | gestern $^1/_4$ Liter Milch und eine Semmel etwa zur Hälfte gefressen, heute nichts gefressen | 0,976 | 0,777 | 0,952 | wacht, Zimmertemp. 16,2—17,4° C | III |

anders liegen als beim Murmeltier; während sich bei diesem in allen Versuchen ergeben hatte, daß das Aufwachen zusammenfällt mit der Erwärmung, fand sich hier ein anderes Verhalten: Die Tiere können auch bei niederer Temperatur „wach" sein, und der Vorgang der Erwärmung ist vom Vorgang des Erwachens, bezw. des Wachseins getrennt, bezw. braucht nicht mit ihm verknüpft zu sein. Es soll dies zunächst an der Hand einiger Beobachtungen von uns näher beschrieben werden.

1) PEMBREY, Further observations upon the respiratory exchange and temperature of hibernating animals. Journ. of Physiol. Vol. 29, 1903, p. 195.

2) NAGAI, Der Stoffwechsel des Winterschläfers. VERWORNS Zeitschr., Bd. 9, 1909, p. 243 (p. 276).

Ein großes Tier (No. 2) wurde (26. II.) direkt aus dem Käfig, in dem es sich (mit einigen anderen) im Heu ein Lager bereitet hatte, herausgenommen. Das Tier schlief, das Thermometer wurde in die Kugel, die das Tier bildet, möglichst tief eingesenkt, und sank ab von 11° C auf 7,2° C. Das Tier wurde ins Zimmer gebracht, es machte hie und da langsame Bewegungen, nach etwa einer Stunde öffnete sich die Kugel etwas, ein Fuß machte zitternde Bewegungen, auf Anstoßen des Käfigs kam es zu einer reflektorischen Zuckung des Hautmuskels (der beim Igel, in Zusammenhang mit der Funktion des Stachelkleides und mit der Fähigkeit, eine Kugel zu bilden, sehr stark ausgebildet ist). Nach annähernd 2 Stunden hat das Tier die Augen geöffnet, putzt die Füße mit seiner Zunge; nach etwa $2^1/_2$ Stunden ist der Igel etwas umhergegangen und hat etwas Kot entleert. Nach etwa 3 Stunden ist das Tier vollständig munter, es steht auf den Beinen, der Hautreflex ist sicher und kräftig, auf Reizung „bläst" oder „faucht" es; die Temperatur beträgt jetzt 35,1° C (Versuch IV). Die Atemzüge betrugen nach etwa einer Stunde 44—45 in der Minute und sanken nach etwa 2—3 Stunden auf etwa 32—30 in der Minute ab. Es fand also während der Erwärmung wohl ein lebhafterer Gasaustausch statt als gegen Ende dieses Prozesses.

In diesem Fall war demnach das Erwachen aus dem Schlaf mit der Erwärmung zusammengefallen, bezw. die Erwärmung hatte sich an das Erwachen direkt angeschlossen. Es ist dies dasselbe Verhalten, wie wir es beim Murmeltier kennen.

In einem zweiten Versuch wurde mit einem zweiten Tier, das ebenfalls aus dem Heu schlafend geholt wurde, ebenso verfahren. Das Tier erwachte und erwärmte sich in 3 Stunden von 6,4° C auf 33,8° C (Versuch V). 2 Tage später (8. III.) betrug die Temperatur des Tieres, das im kalten Zimmer (8—13° C) gehalten wurde, und andauernd keine Nahrung aufnahm 11,4° C, am 9. III. 13,7° C, am 10. III. 8,5° C, dabei fauchte („blies") das Tier jedesmal bei Berührung, war also wach. Es wurde in Versuch genommen und erhöhte im Verlauf von etwas über einer Stunde seine Temperatur von 10° auf 30,8° C (Versuch VI).

Bei diesem Tier war demnach am 10. III. die Erwärmung ein von dem Wachsein völlig getrennter Vorgang; das Tier war, ohne erwärmt zu sein, wach und erwärmte sich erst nachher.

Ein weiteres Tier wurde am 10. III. 12 Uhr bei verhältnismäßig warmer Umgebungstemperatur aus dem Heu im Käfig genommen (es wog 706,3 g) und ins Zimmer (bei 19,5° C) gebracht. Der (schlafende) Igel zeigte weder den Hautreflex, noch fauchte er. Seine Temperatur betrug 16,8° C. Nach 3 Stunden (um $3^{10}$) war seine Temperatur auf 34° gestiegen; er wacht, läuft umher, entleert Urin. Das Tier wurde nun mehrere Tage beobachtet und lieferte folgende Daten:

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| 11. III. | $10^{00}$ | wach, | Körpertemperatur | 34° C, | Umgebungstemperatur etwa 11° C |
| 12. III. | $10^{15}$ | „ | „ | 22° „ | „ 14° C, steht a. d. Beinen, faucht nicht |
| | $6^{10}$ | „ | „ | 33° „ | „ 13° „ geht umher |
| 13. III. | $9^{30}$ | wach, etwas schläfrig? | „ | 26° „ | „ 10,5° C |
| | $4^{30}$ | wach | „ | 33° „ | „ 10° C, Körpergewicht 657,4 g |
| 14. III. | $9^{30}$ | wach (aber schläfrig?) | „ | 16,5° C | „ 7,5° C |
| | $6^{00}$ | | „ | 9° C | „ 8° C |
| 15. III. | $9^{15}$ | wach | „ | 5° C | „ 5° C, „bläst“ |
| | $3^{00}$ | „ | „ | 34° „ | „ 7,5° C, steht und geht |
| 16. III. | $9^{30}$ | „ | „ | 32° „ | „ 6,6° „ steht |
| 17. III. | $9^{25}$ | „ | „ | 7,5° C | „ 7° C, „bläst“ |
| | $10^{25}$ | „ hat die Augen offen, der Hautreflex ist vorhanden; | | | |

das Tier wird ins warme Zimmer gebracht, dort sinkt das in das Tier gebrachte Thermometer innerhalb von 2 Minuten ab von 12° C auf 10° C; der Igel hat sich also noch nicht nennenswert erwärmt; um $10^{38}$ wird das Tier in den Respirationsapparat gebracht und erwärmt sich wachend von unter 10° C auf 34,8° C innerhalb 3 Stunden (Versuch VII).

In den Beobachtungen an diesem Tier sehen wir, daß hohe Temperatur abwechselte mit herabgesetzter Temperatur verschiedener Höhe, und endlich mit einer Temperatur, die etwa derjenigen der Umgebung gleichkommt, und daß ferner (und das scheint uns wichtig zu sein), das Tier bei dieser niederen Temperatur wach[1]) sein kann, faucht und den Hautreflex zeigt.

Es ist nach dem Ausgeführten notwendig, bei den Insektivoren den Vorgang des Aufwachens zu trennen von dem der Erwärmung. Aehnlich dürften die Verhältnisse bei den Chiropteren liegen. Die Tiere werden, wie z. B. die Angaben von P. HARI[2]) und F. REACH[3]) lehren, im Winterschlaf leicht und schnell wach. REACH schreibt z. B.: „Vor der Tötung wachten die Tiere bei den Vorbereitungen zur Wägung für kurze Zeit auf.“ HARI gibt an, daß eine seiner winterschlafenden Fledermäuse (Myotis myotis BECHSTEIN) „vorsichtig aus dem Behälter genommen, bei der ersten Berührung sich zu bewegen begann und in den 2—3 Sekunden, die bis zu ihrer Tötung durch Dekapitation verliefen, laut schrie, ebenso wie die anderen Fledermäuse“, und an anderer Stelle: er habe „Sorge dafür getragen, daß die Tiere womöglich getötet wurden, ohne vorher aus dem Winterschlaf gänzlich zu erwachen; noch ehe die durch die unvermeidliche Berührung fast momentan ausgelöste erste Inspiration recht ausgeführt war, erfolgte mit einem Scherenschlag ihre Dekapitation“. Auch in der

1) Die Frage, ob hier vielleicht ein Wachsein verschiedenen Grades zu unterscheiden ist, läßt sich zur Zeit nicht beantworten; für die vorliegenden Ausführungen scheint sie mir nicht ins Gewicht zu fallen.

2) l. c. p. 397.

3) l. c. p. 130.

Zusammenstellung von MERZBACHER [1]) über den Winterschlaf findet sich die Angabe, daß winterschlafende Tiere, z. B. Fledermäuse, Ziesel, die sich bei niederer Temperatur (bis herab zu 4° C) in Schlaf befanden, erwachten und gleich nach dem Erwachen munter umherliefen, obgleich ihre Eigenwärme noch unter der Zimmertemperatur lag. Die Verhältnisse bei den Carnivoren, von denen auch einige Formen heterotherm sein sollen [2]), sind zurzeit noch unbekannt.

Nach dem zurzeit Bekannten muß man wohl vermuten, daß die heterothermen, physiologisch in gewissem Sinne weniger vollkommenen, Säugetiere eine, höchst wahrscheinlich nervöse, Einrichtung besitzen, durch die sie imstande sind, ihre Temperatur — mit Hilfe chemischer Vorgänge (Oxydationen) — von verschiedenem Niveau aus auf eine bestimmte Höhe (um 35° C) zu treiben und über eine wechselnde Zeitstrecke hin auf dieser Eigentemperatur zu erhalten (sie jedoch nicht zu überschreiten).

Die heterothermen Tiere nehmen durch diese Fähigkeit eine höhere Stufe in der Organismenfolge ein [3]), als die höchsten der Evertebraten, z. B. Insekten, Crustaceen, Mollusken (soweit bekannt), die wohl eine große Menge von zum Teil verschiedenen Reservestoffen aufzuhäufen vermögen, und dadurch eine gewisse, mäßige Unabhängigkeit von der Umgebung erreichen, die aber in der Intensität der chemischen Prozesse und damit in der Bereitschaft ihrer Organe, besonders der animalen, sich niemals von der umgebenden Temperatur unabhängig machen können, daher z. B. bei niederer Temperatur (Insekten!) in ihrer Bewegungsfähigkeit sehr stark beschränkt sind [4]).

---

1) MERZBACHER, Ergebnisse der Physiologie, 3, II, 1904, p. 236.

2) Ueber die Temperaturregulation bei den niederen Säugetieren liegen nur wenige Angaben vor, so fand SEMON die Temperatur von Echidna (Ameisenigel) bei verschiedenen Exemplaren in der Kloake stark wechselnd, zwischen 26,5 und 34,2° C. (Notizen über die Körpertemperatur der niedersten Säugetiere, PFLÜGERS Arch., Bd. 58, 1894, p. 229) und nach MARTIN (Thermal adjustment and respiratory exchange of Monotremes and Marsup., Proc. Roy. Soc., Vol. 68, 1901) hält das Tier in der kalten Jahreszeit einen mehrmonatlichen Winterschlaf, in dem seine Eigentemperatur kaum höher ist als die der Umgebung. MIKLUCHO-MACLAY (Proc. Linn. Soc. New South Wales, Vol. 9, 1884, Sidney 1885, p. 1204) maß beim Schnabeltier (Ornithorhynchus) in der Kloake die Temperatur zu 24,5—25,2° C, jedoch immerhin erheblich höher als in der umgebenden Luft. — Schon aus dem, was bis jetzt bekannt ist, geht somit mit Sicherheit hervor, daß mindestens vier Ordnungen der Säugetiere heterotherme Repräsentanten aufweisen, und es ist, selbst wenn sich nicht noch bei anderen Ordnungen (wie vermutet wird) Heterothermie findet, schon im Hinblick auf diese Tatsache zu erkennen, daß der Heterothermie bei den Säugetieren eine große Bedeutung zukommt.

3) Man pflegt häufig die Erscheinung winterschlafender Säugetiere als spezielle Anpassungserscheinung für sehr ungünstige äußere Bedingungen zu deuten. Es ist dies natürlich nur eine mögliche Vorstellung. Man kann z. B. auch in den Winterschläfern Tiere sehen, die auf einer physiologisch primitiven Stufe stehen und daher unter einigen besonderen Bedingungen (z. B. an Orten, an denen nur während einer kurzen Zeit des Jahres geeignete Nahrung zu finden ist) sich halten können, unter denen Homoiotherme nicht existieren können. Diese Heterothermen würden so dadurch, daß sie unter gewissen Bedingungen die Homoiothermie abzustreifen vermögen, unter Existenzbedingungen zu leben vermögen, welche homoiothermen ähnlichen Formen das Leben unmöglich machen.

4) In vergleichbarer Weise zeigt sich diese Abhängigkeit von der Umgebung bei vielen Mollusken in dem Einfluß von Feuchtigkeit und Trockenheit.

In diesem Zusammenhang ist es vielleicht nicht ohne Interesse, die Frage aufzuwerfen, ob zwischen den oben genannten physiologisch höchsten Evertebraten, bei welchen Stoffreserven angelegt werden, und den Heterothermen, vielleicht eine physiologische Zwischenstufe von Tieren liegt, bei welchen zwar noch nicht das Vermögen besteht, eine, kürzer oder länger festzuhaltende, Eigentemperatur zu erzeugen, wohl aber die Fähigkeit, vorübergehend (durch einen nervösen Mechanismus) eine vermehrte Zufuhr von Nahrungsmaterial zu den Zellen (auf dem Blutwege) zu bewirken. Vielleicht sind einige Angaben von VERNON [1]) über die Kohlensäureproduktion beim Frosch, der Kröte etc., soweit sie nicht zufällig oder durch die Methodik bedingt sind, hier zu beachten.

## Ueber die chemischen Prozesse bei der Erwärmung.

Es hat sich oben ergeben, daß beim Igel Erwärmungsprozeß und Erwachen zwei voneinander zu trennende Vorgänge sind, daß das Tier bei niederer Temperatur wach sein kann. Welches die Ursachen sind, die die Erwärmung veranlassen, ist zurzeit noch nicht geklärt. Es ist z. B. auch fraglich, ob es sich dabei um einen willkürlichen oder unwillkürlichen Vorgang handelt. Aus den oben erwähnten Befunden von WEINLAND und RIEHL ging hervor, daß beim Murmeltier die Erwärmung in erster Linie auf Kosten von Kohlehydrat vor sich geht. Von Glykogen enthalten die schlafenden Murmeltiere beträchtliche Mengen (pro Kilogramm Tier etwa 3,1 g im Dezember). Dieser Vorrat wird nicht während des Schlafens und Wachseins angegriffen, wohl aber während des Erwachens. Ein Versuch zeigte, daß während der nicht ganz 4 Stunden des Erwachens und der Erwärmung etwa 4 g, fast die Hälfte des gesamten Vorrats an Glykogen, verbrannt wurden.

Einige Versuche von PEMBREY am Igel während des Sich-Erwärmens hatten respiratorische Quotienten von 0,75—0,81 ergeben; diese liegen nun zwar ebenfalls bedeutend höher als die der Tiere während des Schlafes (z. B. 0,55), so daß auch hier eine Zuckerverbrennung nicht ausgeschlossen scheint, aber es erschien uns doch notwendig, ehe wir diese Folgerung, der eine große prinzipielle Bedeutung zukommt, mit Sicherheit aussprachen, diese Frage nochmals zu prüfen. Wir haben deshalb bei den sich erwärmenden Igeln einige hierauf bezügliche Versuche angestellt, in denen wir den Gaswechsel der Tiere bestimmten.

Es wurden:

1) zwei Versuche angestellt an Tieren, die aus dem Schlaf erwachten und sich erwärmten,

1) VERNON, The relation of the respiratory exchange of cooldblooded animals to temperature. Journ. of Phys., Vol. 17, 1894, p. 277 und Vol. 21, 1897, p. 443.

2) zwei Versuche an Tieren, die bei niederer Körpertemperatur wach waren und sich während des Versuchs nur erwärmten. Die Dauer der einzelnen Versuche mußte der Aufgabe entsprechend kurz gehalten werden, sie betrug 3—1 Stunde. Dabei wurde, um den Rest der Kohlensäure und des Wassers, die in den Röhren etc. des Apparats nach Herausnahme des Tieres noch enthalten waren, zu erhalten, jeweils nach Herausnahme des Tieres das Durchsaugen von Luft noch einige Zeit fortgesetzt. Außerdem wurde der Partiarstrom, der zur Untersuchung gezogen wurde, in den letzten 3 Versuchen bedeutend (auf etwa das 3fache) erhöht. Die Resultate sind in Tabelle II zusammengestellt.

Tabelle II. Igel, Gaswechsel

| Versuch No. | Datum | Igel No. | Gewicht ante g | Gewicht post g | Versuchsdauer | Gewichtsverlust g | Kot und Harn g | Temperatur des Igels ante ° C | Temperatur des Igels post ° C | Temperatur des Igels Zuwachs ° C | durchgeströmte Luft Liter | durchgeströmte Luft davon analysiert Liter |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| IV | 26. II. 1909 | 2 | 1182,22 | 1176,19 | 3h 8′ | 6,03 | Harn(—) Kot 0,430 | 7,2 | 35,1 | 27,9 | 1454 | 19,3 |
| V | 6. III. 1909 | 3 | 549,68 | 546,52 | 3h 0′ | 3,16 | Harn (?) Kot (?) | 6,4 | 33,8 | 27,4 | 390,8 | 15,8 |
| VI | 10. III. 1909 | 3 | 505,78 | 505,19 | 1h 6′ | 0,59 | Harn(—) Kot (—) | 10,0 | 30,8 | 20,8 | 413,8 | 16,7 |
| VII | 17. III. 1909 | 4 | 627,60 | 625,83 | 3h 0′ | 1,77 | Harn(—) Kot (—) | unter 10,0 | 34,8 | 24,8 | 576,5 | 23,0 |

Die Versuche ergaben zunächst, daß die Kohlensäureausscheidung in diesem Zustand bedeutend erhöht ist, gegenüber den Versuchen am wachen erwärmten Tier auf das Doppelte (2,39—2,63 g $CO_2$ pro Kilogramm und Stunde bei den 3-stünden Versuchen), ja etwa auf das Dreifache (3,51 g $CO_2$ pro Kilogramm und Stunde in dem 1-stündigen Versuch). Vermutlich ist auch bei den 3-stündigen Versuchen der überwiegende Teil der Erwärmung auf kürzere Zeit als 3 Stunden zusammengedrängt, und das nachfolgende Absinken der Kohlensäureproduktion bewirkt ein Absinken des Mittelwertes pro Stunde.

Daß der Hauptanteil an der Erwärmung in die erste Zeit der 3-stündigen Versuche fällt, beweist wohl auch die Beobachtung, daß bei Versuch IV die Atemzahl 1 Stunde nach Beginn des Versuchs bedeutend höher war als nach 2 und 3 Stunden (s. o.). Beim Murmeltier hatten Weinland und Riehl eine Kohlensäureproduktion von 2,20 g pro Kilogramm und Stunde bei einer Versuchsdauer

von 3 Stunden beobachtet, also einen Wert, der dem beim Igel gefundenen entspricht.

Die Sauerstoffaufnahme war ebenfalls stark gesteigert (1,68—2,29 g pro Kilogramm und Stunde in den zwei 3-stündigen Versuchen, 2,88 g in dem 1-stündigen Versuch), dagegen war die Wasserabgabe nicht erhöht gegenüber dem wachen Tier, eher etwas vermindert (0,81—0,42 g pro Kilogramm und Stunde) und es scheint besonders zu beachten, daß auch in dem Versuch, in welchem nur die Haupterwärmung während einer Stunde beobachtet wurde, die Wasserabgabe niedrig blieb. Die Wasserverdunstung scheint hier, vermutlich in Beziehung zu der Wärmeabgabe, möglichst herabgesetzt zu sein; in Uebereinstimmung

der sich erwärmenden Tiere.

| $CO_2$ g | $H_2O$ g | $O_2$ g | $\frac{CO_2}{O_2}$ | Nahrung | pro Kilogramm und Stunde $CO_2$ g | $H_2O$ g | $O_2$ g | Anmerkungen | Versuch No. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 8,814 | 2,993 | 6,21 | 1,03 | nichts | 2,39 | 0,812 | 1,683 | aus Heu im Stalle geholt, schläft (anfangs), dann aufgewacht, im Zimmer 16° C | IV |
| 4,229 | . | . | . | nichts | 2,564 | . | . | aus Stall geholt, schläft, im Zimmer 8,5° C | V |
| 1,955 | 0,235 | 1,60 | 0,89 | aus dem Stall geholt vor 4 Tagen, hungert | 3,514 | 0,422 | 2,876 | wacht, im Zimmer 11,0—11,9° C | VI |
| 4,956 | 1,120 | 4,30 | 0,84 | aus dem Stall geholt vor 7 Tagen, hungert | 2,632 | 0,595 | 2,286 | wacht, im Zimmer 7,5—9,1° C | VII |

damit war auch beim Murmeltier die Wasserabgabe während des Aufwachens sehr gering (67 mg pro Kilogramm und Stunde).

Der respiratorische Quotient ließ sich in drei von den vier Versuchen berechnen. Er betrug in einem Versuch (No. IV), bei dem das Tier aus dem Heu geholt, während des Versuchs aufwachte und sich erwärmte 1,03; in dem zweiten derartigen Versuch sind alle bestimmten Werte so sehr analog, daß der respiratorische Quotient wahrscheinlich einen ähnlichen Wert besaß. Es ist nach diesem nicht daran zu zweifeln, daß beim Igel, ebenso wie beim Murmeltier, bei dem Erwärmungsprozeß, der mit dem Erwachen aus tiefem Schlaf einhergeht, eine überwiegende Verbrennung von Kohlehydrat (Glykogen) stattfindet, daß die Erwärmung hier großenteils auf Kosten von Kohlehydrat stattfindet (ob dies allein hierfür ausreicht, s. u.).

Zwei weitere Versuche waren mit wachen Tieren angestellt. Hier be-

trifft die Beobachtung den Erwärmungsprozeß allein. Die Versuche sind in dieser Hinsicht noch eindeutiger und der Igel erwies sich als ein geeignetes Objekt, um die Frage nach den chemischen Vorgängen bei der Erwärmung zu verfolgen. Auch in diesen Versuchen zeigte sich ein starkes Ansteigen des respiratorischen Quotienten gegenüber demjenigen der erwärmten Tiere. Der respiratorische Quotient betrug in einem Versuch, in welchem das Tier eine Stunde lang (in der Haupterwärmungsperiode) beobachtet wurde, 0,89, in dem zweiten Versuch, der sich über 3 Stunden ausdehnte, ist er etwas mehr abgesunken, 0,84.

Zu diesen Resultaten ist einiges zu bemerken:

1) ergeben sie, zunächst im Ueberblick betrachtet, daß auch hier Kohlehydrat bei dem Verbrennungsvorgang reichlich beteiligt ist. Es lehrt dies der Vergleich mit den Versuchen am Tier mit erhöhter Temperatur (Tabelle I);

2) zeigt der 3-stündige Versuch (No. VII) gegenüber dem 1-stündigen Versuch (No. VI), daß hier in den zwei letzten Stunden der respiratorische Quotient wieder absank, daß also nur in der ersten Stunde reichlich Kohlehydrat zur Verbrennung kam, später aber ein Stoff, der bei der Verbrennung einen niedrigeren respiratorischen Quotienten bewirkt, im vorliegenden Fall Fett, immer mehr in den Vordergrund trat. (Denken wir uns den Respirationsversuch statt durch 3 Stunden durch einen Tag fortgesetzt, so wird hier der respiratorische Quotient sich nur noch wenig oder gar nicht mehr über denjenigen der Versuche beim erwärmten Tier erheben. Langdauernde Versuche sind für die Verfolgung derartiger, in verhältnismäßig kurzer Zeit ablaufender Prozesse nicht geeignet);

3) ist noch eins zu beachten: Der respiratorische Quotient ist auch bei dem nur 1-stündigen Versuch nicht so hoch wie in Versuch IV, bei Erwärmung neben Erwachen aus dem Schlaf. Auch beim Murmeltier, das aus dem Schlaf erwachte und sich erwärmte, hatten Weinland und Riehl einen respiratorischen Quotienten von 0,94 erhalten, ja in einem Fall sogar einen solchen von 1,0. Wir möchten vermuten, daß hier keine zufällige Erscheinung vorliegt, sondern daß die Erwärmung, je nachdem das Tier wacht oder nicht, von anderen chemischen Prozessen begleitet und unterstützt sein kann, die beim nicht wachen oder halbwachen Tier mehr oder minder, besonders anfangs, zurücktreten. Solche Prozesse, die vom wachen Zentralnervensystem aus hervorgerufen werden können, möchten wir zunächst besonders in den Muskeln (bei der Kontraktion) vermuten und eine weitere Konsequenz unseres Befundes würde sein, daß bei diesen vom Nervensystem abhängigen Vorgängen hier vorwiegend eine Oxydation von Fett statt hat. Auf diese Weise würde sich erklären, daß beim Erwärmen des wachen Tieres der respiratorische Quotient zwar auch ansteigt, aber nicht die Höhe erreicht, wie bei einem Tier, das allmählich gleichzeitig mit erwacht. Denn beim

wachen sich erwärmenden Tier tritt ein Fettverbrennungsprozeß frühzeitig als Hilfsprozeß zu dem eigentlichen (reinen) auf Kohlehydratverbrennung beruhenden Erwärmungsprozeß hinzu[1]), und es dürfte hierdurch wohl auch der ganze Prozeß der Erwärmung beschleunigt werden.

Diese Auffassung würde auch für die verhältnismäßig niedrigen respiratorischen Quotienten der Versuche von PEMBREY zu der Deutung führen, daß hier Erwärmungsversuche am wachen Tier vorliegen. Dafür spricht, daß drei von den vier Versuchen PEMBREYs an demselben Tier innerhalb weniger Tage (9. bis 16. Januar) ausgeführt wurden, auch das vierte Tier war vor dem Aufwachversuch öfter in Beobachtung. Erwachen aus dem tiefen ungestörten Winterschlaf kann bei keinem der Tiere PEMBREYs vorgelegen haben und die Beobachtungen von PEMBREY reihen sich somit ohne Widerspruch in die von uns erhaltenen Befunde ein.

Es ist nach dem Ausgeführten durch unsere Versuche bewiesen, daß auch beim Igel (Insektenfresser) die Erwärmung mit einer Verbrennung von Kohlehydrat einhergeht und es dürfte nunmehr als wahrscheinlich anzusehen sein, daß bei allen heterothermen Tieren dieser selbe chemische Weg zur Thermogenese eingeschlagen ist.

Es ist bei den beschriebenen Versuchen noch eins zu bemerken. Wir haben gesehen, daß die Erwärmung — ganz unabhängig vom Erwachen — beim heterothermen Säugetier der Verbrennung von Kohlehydrat bedarf, daß also hier der Verbrauch von Kohlehydrat unter dem Einfluß des Nervensystems steht. Es liegt die Vermutung nicht fern, daß auch beim homoiothermen Säugetier die Erwärmung mit einem ähnlichen Mechanismus zusammenhängt und daß beim Kaltblüter, z. B. beim Frosch, wenn bei ihm eine Regulierung des Zuckerkonsums vom Zentralnervensystem aus bewirkt werden kann, wie dies bei dem CLAUDE BERNARDschen Zuckerstich der Fall ist, an eine ähnliche Bedeutung dieser Einrichtung zu denken ist, wie sie weiter oben angedeutet wurde. Weitere Beobachtungen müssen hier abgewartet werden, ehe die große Reihe von Tatsachen auf normalem und pathologischem Gebiet, die hier in Betracht kommen, eine entscheidende Analyse finden kann.

Wir haben hier noch einen weiteren Punkt zu erörtern. Wir haben in Uebereinstimmung mit WEINLAND und RIEHL gefunden, daß beim Igel wie beim Murmeltier das Glykogen bei der Erwärmung eine entscheidende Rolle spielt.

1) Bei dieser Vorstellung würde die Zuckerzersetzung an sich — abgesehen von der Zufuhr von Zucker, die vom Nervensystem reguliert werden kann — möglicherweise nicht durch dieses beeinflußt, in den Geweben stattfinden. Auf eine Reihe anderer Momente, die hier zu berücksichtigen sind, gehe ich jedoch hier nicht ein.

Weinland und Riehl haben nun ferner beobachtet, daß der Glykogengehalt im ungestörten winterschlafenden Murmeltier einen ziemlich konstanten prozentischen Betrag des Körpergewichts ausmacht, etwa 0,3 Proz. Es liegen nun zwar über den Glykogengehalt der Insektenfresser bis jetzt keine Angaben vor, wohl aber von Hari und von Reach solche für Fledermäuse. Da nun diese sich (siehe oben) beim Erwachen ähnlich verhalten dürften wie der Igel, so sind diese Daten hier heranzuziehen. Reach hat zunächst die Fledermäuse zu Beginn des Winterschlafes (Oktober-November) in 2 Serien untersucht. Es ist dabei leider nicht deutlich zu ersehen, wie die Vorbehandlung der Tiere war, so daß es eine Frage ist, ob die Tiere, als sie getötet wurden, im Schlafzustand bei niederer Temperatur sich befanden. Es ist dies besonders zu beachten, da die Fledermäuse, wie aus den Versuchen von Hari und aus den Angaben von Merzbacher hervorgeht, leicht vorübergehend sich erwärmen und wieder abkühlen, und hierbei vermutlich Glykogen verbrauchen. Es ist also nicht selbstverständlich, daß die untersuchten Tiere zu Beginn des Winters sich auf dem Maximum des winterlichen Glykogengehalts befanden. Die Bestimmungen von Reach ergaben in den beiden Serien für Serie I (wenn man Tier 1—3 zusammenrechnet, da die Lebern zusammen analysiert wurden)

pro 100 g Tier 182 mg Glykogen
in Serie II „ 100 g „ 162 mg „

also bedeutend niedrigere Größen als Weinland sie beim Murmeltier erhalten hat. Hierzu kommen noch zwei Analysen von Hari, in welchen über die Vorbehandlung und das Verhalten der Tiere nur gesagt ist, daß sie vorher wochenlang gefüttert waren und vor dem Tode 3 Tage hungerten; die Temperatur der Tiere und die Jahreszeit sind nicht angegeben. Diese Tiere enthielten

im 1. Fall 255 mg Glykogen pro 100 g Tier,
„ 2. „ 46 mg „ „ 100 g „

Aus diesen Daten etwas über den maximalen Gehalt der Fledermäuse an Glykogen im Winter zu folgern, scheint nicht möglich und es dürften die Fledermäuse gerade wegen ihres sehr leichten Erwachens aus dem Schlaf, wobei ohne Zweifel der Erwärmungsprozeß (mit Spaltung von Glykogen in Dextrose) sogleich einsetzen kann, wenig geeignet für die Feststellung dieser Größe (die übrigens wechseln kann) beim Heterothermen sein. Selbst die höchste beobachtete Zahl (unter den vorliegenden Versuchen 255 mg auf 100 g Tier) kann vielleicht noch unter dem Maximum liegen.

Hierzu kommt noch ein zweiter Punkt. Da die Tiere, wie bekannt, während des Schlafens (besonders unter abnormen Bedingungen) öfter erwachen, so ist es — selbst wenn es gelingt, die Fledermaus zu töten ehe sie erwacht und ehe der Impuls zur Erwärmung eingetreten ist, was nach den Angaben von Hari und

REACH schwierig ist — nicht sicher, ob sich in der Zwischenzeit seit dem letzten Erwachen und der Tötung wieder das Glykogen bis zum maximalen Bestand ergänzt (neugebildet) hat. Es sind deshalb auch die Glykogenwerte, die für das schlafende Tier von HARI und REACH erhalten worden sind, aus zwei Gründen nicht von entscheidender Bedeutung.

HARI erhielt

im 1. Fall pro 100 g Tier 96 mg Glykogen
„ 2. „ „ 100 g „ 84 mg „

REACH erhielt (wenn ich die Tiere, deren Lebern zusammen analysiert wurden, zusammenfasse)

in Serie I pro 100 g Tier 130 mg Glykogen
„ „ II a (No. 12, 17, 18) 137 mg „
„ „ II b ( „ 14, 15, 19) 172 mg „

Vielleicht ist hier die Geschwindigkeit der Tötung von Bedeutung, denn es ist zu beachten, daß bei der letzten (3.) Gruppe der Glykogenwert im Schlaf der höchste und gleich ist dem Mittelwert, den REACH für die Tiere zu Beginn des Schlafes erhalten hatte.

Ueber die Aenderung des Glykogengehaltes während der Erwärmung liegen keine Angaben vor.

Wir müssen nach diesen Befunden immerhin annehmen, daß die Chiropteren, und vielleicht auch die Insektivoren wegen ihres leichten und schnellen Erwachens, ferner weil sie nach M. HALL und MERZBACHER, wie es scheint, häufig auch während des gewöhnlichen Tagesschlafes ein bedeutendes Absinken der Temperatur beobachten lassen, ferner weil die Zeit, die zur Erwärmung verbraucht wird, verhältnismäßig sehr kurz ist (PEMBREY sah eine Fledermaus in 14 Minuten sich von 11,2 ° auf 33,5 ° C erwärmen)[1] vielleicht weniger geeignet sind für die Verfolgung der Vorgänge am Glykogen als das Murmeltier, und es läßt sich zurzeit nichts darüber sagen, ob auch bei den Chiropteren ein bestimmtes Maximum der Glykogenanhäufung vor und während des Winterschlafes zustande kommt, welches durch Neubildung immer wieder erreicht, bezw. angestrebt wird.

Es ist noch kurz die Frage zu berühren, wie groß die Wärmeproduktion bei den sich erwärmenden Igeln durch die in ihnen ablaufenden Verbrennungen tatsächlich etwa gewesen ist und wie diese Kalorienmenge sich verhält zu dem wirklich beobachteten Temperaturzuwachs der Tiere.

Bei den Versuchen IV und V ist die stündliche Kohlensäureproduktion pro Kilogramm 2,4—2,6 g; da wir hier im wesentlichen nur eine Verbrennung von

1) PEMBREY und HALE WHITE, The regulation of temperature in hibernating animals. Journ. of Phys., Vol. 19, 1896, p. 477 (483).

Kohlehydrat anzunehmen haben, so entspricht dies einer Verbrennung von etwa 1,7—1,8 g Traubenzucker, mit einem Kalorienwert von etwa 6,3—6,7 Kalorien. Dies gibt für etwa $3^1/_2$—4 Stunden Versuchsdauer zwischen beiden Temperaturmessungen eine Kalorienproduktion, welche wohl geeignet scheint, den Hauptanteil an der geleisteten Erwärmung des Tieres zu bilden. Bei Versuch VI und VII, bei welchem das wache Tier bei der Erwärmung eine größere Fettquote neben dem Zucker zur Verbrennung brachte, berechnen sich (auch in Versuch VII mit gleichem Kohlensäurewert wie Versuch IV und V) noch etwas höhere Kalorienwerte, da der kalorische Wert der Kohlensäure, die bei Verbrennung von Fett entsteht, höher ist als derjenige der Kohlenhydratkohlensäure.

Die hier mitgeteilten Versuche haben ergeben, daß der heterotherme Insektenfresser (Igel) wie das heterotherme Nagetier bei der Erwärmung reichlich Kohlehydrat (Glykogen), neben Fett in kleiner oder mäßiger Menge, verbrennt, während das wache erwärmte Tier in erster Linie Fett, vielleicht neben einer kleinen Menge Kohlehydrat (aus regulatorischen Gründen) verbraucht. Es ist zu vermuten, daß für die anderen heterothermen Tiere dasselbe gilt, und vielleicht ist daran zu denken, daß auch beim homoiothermen Tier der Zucker (neben anderen) eine (vom Nervensystem regulierte) Funktion für das Zustandekommen der Eigenwärme besitzt.

---

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3692

3 2044 047 333 109



Von Professor Dr. **Oscar Hertwig,** Direktor des anat.-biolog. Instituts der Universität Berlin ist erschienen:

**Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere.** Neunte, umgearbeitete und erweiterte Auflage. Mit 669 Abbildungen im Text. 1910. Preis: 14 Mark, in Halbfranz geb. 16 Mark.

In dieser neunten Auflage hat der Verfasser eine wesentliche Veränderung und Erweiterung vorgenommen durch Einfügung eines **„Grundriss der Geschichte der Entwicklungslehre".**

**Allgemeine Biologie.** Dritte Auflage. Mit 435 teils farbigen Abbildungen im Text. 1909. Preis: 16 Mark, geb. 18 Mark 50 Pf.

Biophysikalisches Zentralblatt, Bd. I. Januarheft, Nr. 9:

Mehrere Umstände vereinen sich, um diesem Werke seine umfassende Bedeutung zu verleihen. Wenn ein Forscher, der durch Beobachtung und Experiment einen so bedeutenden Fortschritt in die Biologie gebracht hat, der außerdem die Biologie so großzügig auffaßt und umfassend beherrscht, der noch dazu von der Klarheit seiner Darstellungsweise schon vorher das glänzendste Zeugnis abgelegt hat, wenn ein solcher Forscher sich entschließt, eine „Allgemeine Biologie" zu schreiben, so gibt das die beste Prognose für sein Unternehmen. Diese hat sich hier in vollem Umfange bestätigt.

**Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre.** 1908. Preis: 3 Mark.

**Die Entwickelung der Biologie im neunzehnten Jahrhundert.** Vortrag auf der Versammlung Deutscher Naturforscher zu Aachen am 17. September 1900. Zweite erweiterte Auflage. Mit einem Zusatz über den gegenwärtigen Stand des Darwinismus. 1908. Preis: 1 Mark.

**Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere.** Anleitung und Repetitorium für Studierende und Aerzte. Dritte Auflage. Mit 385 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 9 Mark, geb. 10 Mark.

**Das Bildungsbedürfnis und seine Befriedigung durch deutsche Universitäten.** Rede zur Gedächtnisfeier des Stifters der Berliner Universität König Friedrich Wilhelm III. in der Aula derselben am 3. August 1905 gehalten. 1905. Preis: 1 Mark.

**Ergebnisse und Probleme der Zeugungs- und Vererbungslehre.** Vortrag gehalten auf dem internationalen Kongress für Kunst und Wissenschaft in St. Louis (U. St. A.) September 1904. 1905. Preis: 1 Mark.

**Die Lehre vom Organismus und ihre Beziehung zur Sozialwissenschaft.** Universitäts-Festrede mit erklärenden Zusätzen und Literaturnachweisen. 1899. Preis: 1 Mark.

**Zeit- und Streitfragen der Biologie.**

Heft 1: Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen. Mit 5 Textabbildungen. 1894. Preis: 3 Mark.

Heft 2: Mechanik und Biologie. Mit einem Anhang: Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux. 1897. Preis: 4 Mark.

**Ueber eine Methode, Froscheier am Beginn ihrer Entwicklung im Raume so zu orientieren, dass sich die Richtung ihrer Teilebenen und ihr Kopf- und Schwanzende bestimmen lässt.** Abdr. a. d. Festschrift zum siebzigsten Geburtstag von Ernst Haeckel, herausgeg. von seinen Schülern und Freunden. Mit 1 Tafel und 1 Figur im Text. 1904. Preis: 4 Mark.

**Ueber die physiologische Grundlage der Tuberkulinwirkung.** Eine Theorie der Wirkungsweise bazillär. Stoffwechselprodukte. 1891. Preis: 80 Pf.

**Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Tierreich.** Vortrag in der ersten öffentlichen Sitzung der 56. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Freiburg i. Br. am 18. September 1883 gehalten. Mit 1 Tafel in Farbendruck. 1883. Preis: 1 Mark 80 Pf.

**Der anatomische Unterricht.** Vortrag beim Antritt der anatomischen Professur a. d. Univ. Jena am 28. Mai 1881 gehalten. 1881. Preis: 60 Pf.

3 2044 047 333 109



**Zoologische Jahrbücher.** Herausgegeben von Prof. Dr. **J. W. Spengel** in Gießen.

——— **Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere.** Bisher erschienen 29 Bände.

**Generalregister** zu Band 1—20, sowie zu den Supplementen I—VII, bearbeitet von Prof. Dr. R. v. Hanstein, Gr. Lichterfelde. 1907. Preis: 22 Mark.

——— **Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere.** Bisher erschienen 30 Bände.

——— **Abteilung für Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere.** Erscheint ab Oktober 1910.

Als **„Supplemente"** zu den **„Zoologischen Jahrbüchern"** erschienen bisher:

Supplement I: **Die Schmetterlingsfauna Nordwest-Deutschlands, insbesondere die lepidopterolog. Verhältnisse der Umgebung von Göttingen.** Von Dr **Karl Jordan.** 1886. Preis: 15 Mark.

Supplement II: **Die Fauna von Helgoland.** Von **v. Dalla Torre**, Dr. K. W., Prof. an der Universität Innsbruck. 1889. Preis: 2 Mark 40 Pf.

Supplement III: **Studii sui Trematodi endoparassiti.** Primo contributo di osservazioni sui Distomidi. Von **Fr. Sav. Monticelli,** a. o. Pr[illegible] in Sassari. Con 8 tavole litogr. e 3 fig. nel testo. 1893. Preis: 15 Mark.

Supplement IV: **Fauna Chilensis.** Abhandlungen zur Kenntnis der Zoologie Chiles. Von Dr. **L. Plate. I. Band. Erstes Heft.** Mit 12 lithogr. Tafeln. 1897. Preis: 25 Mark. — **Zweites Heft.** Mit 13 lithogr. Tafeln und 1 Abbildung im Text. 1898. Preis: 20 Mark. — **Drittes Heft.** Mit 11 lithogr. Tafeln und 2 Abbildungen im Text. 1898. Preis: 20 Mark.

Supplement V: **Fauna Chilensis.** Abhandlungen zur Kenntnis der Zoologie Chiles. Von [Prof.] Dr. **L. Plate. II. Band. Erstes Heft.** Mit 12 lithogr. Tafeln. 1899. Preis: 20 Mark. — **Zweites Heft.** Mit 6 lithogr. Tafeln. 1901. Preis: 20 Mark. — **Drittes Heft.** Mit 5 lithogr. Tafeln und 3 Textvbbildungen. 1902. Preis: 12 Mark 50 Pf.

Supplement VI: **Fauna Chilensis.** Abhandlungen zur Kenntnis der Zoologie Chiles. Von [Prof.] Dr. **L. Plate. III. Band. Erstes Heft.** Mit 13 lithogr. Tafeln und 21 Textabbildungen. 1903. Preis: 20 Mk. **Zweites H[illegible]** Mit 13 lithogr. Tafeln und 7 Textabbildungen. 1904. Preis: 20 Mark **Drittes Heft,** Mit 18 lithogr. Tafeln, 1 Karte und 142 Textabbildun[illegible] 1904. Preis: 30 Mark.

Supplement [illegible] **Festschrift zum 70. Geburtstage des Herrn Geh. Rats Prof. Dr. A. W[illegible]ann.** Mit 32 Tafeln und 104 Textabbildungen. 1904. Preis: 60 Mark.

Supplement VI[illegible] **Festschrift zum 80. Geburtstage des Herrn Geh. Regierungsrats Prof. D[illegible] Karl Möbius.** Mit 20 Tafeln und 20 Textabbildungen. 1905. Preis: 36 M[illegible].

Supplement IX, 1. Heft: **Studien über die skandinavischen und arktischen Maldaniden,** nebst Zusammenstellung der übrigen bisher bekannten Arten dieser Familie. Von **Ivar Arwidsson,** Upsala. Mit 12 Tafeln. 1907. Preis: 15 Mark.

Supplement IX, 2. Heft: **Trichopterologische Untersuchungen.** Nr. 2. Über die postembryonale Entwicklung der Trichopteren-Larven. Von **A. J. Siltala** Helsingfors. Mit 5 Tafeln und 20 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 16 Mark.

Supplement X, 1. Heft: **Die Cestoden der Vögel.** Von **O. Fuhrmann,** Neuchâtel. 1908. Preis: 8 Mark.

Supplement X, 2. Heft: **Studien zur Geschichte der Schweinerassen, insbesondere derjenigen Schwedens.** Von **Adolf Pira,** Stockholm. Mit 52 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 10 Mark.

Supplement X, 3. Heft: **Synopsis der rezenten Schildkröten,** mit Berücksichtigung der in historischer Zeit ausgestorbenen Arten. Von **F. Siebenrock,** Kustos am k. k. Naturhistor. Hofmuseum in Wien. 1900. Preis: 6 Mark.

Supplement X, 4. Heft: **Tabaniden Brasiliens und einiger Nachbarstaaten.** Von **Ad. Lutz,** Direktor des Staatlf Bakteriologischen Instituts in St. Paulo (Brasilien). Mit 3 farbigen Tafeln. 1909. Preis: 14 Mark.

Supplement XI, 1. Heft: **Ergebnisse einer Zoologischen Forschungsreise nach Westindien im Jahre 1907.** Von Prof. W **Kükenthal** u. Dr. **R. Hartmeyer.** Mit 8 Tafeln und 8 Abbildungen im Text. 1908. Preis: 15 Mark.

Supplement XII, Heft 1: **Über die Geschichte der Tierwelt von Ceylon.** Von **Fritz Sarasin.** Mit 6 Karten. 1910. Preis: 7 Mark

Supplement XII, Heft 2: **Cassiden und Cryptocephaliden Paraguays,** ihre Entwicklungsstadien und Schutzvorrichtungen. Von **Carl Fiebig,** San Bernardino (Paraguay). Mit 6 Tafeln. 1910. Preis: 15 Mark.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena